

Ecological and genetic relationships
between sexual and asexual *Taraxacum*
section *Ruderalia*.

par

François Guillaume CALAME

diplômé en biologie

Forme réduite de la thèse présentée à la Faculté des Sciences de l'Université de Neuchâtel pour
l'obtention du grade de Docteur ès Sciences.

2001

IMPRIMATUR POUR LA THÈSE

**Ecological and genetic relationships between
sexual and asexual *Taraxacum* section *Ruderalia***

de M. François Calame

UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL
FACULTÉ DES SCIENCES

La Faculté des sciences de l'Université de
Neuchâtel sur le rapport des membres du jury,

Mme M. Rahier et MM. P. Küpfer (directeur de thèse),
F. Bretagnolle, F. Felber et
H.C.M. den Nijs (Amsterdam)

autorise l'impression de la présente thèse.

Neuchâtel, le 9 mai 2000

Le doyen:


J.-P. Derendinger

Liste des Publications

I. BRETAGNOLLE F., FELBER F., CALAME F. G. and KÜPFER PH. 1998. **La polypléidie chez les plantes**. *Botanica Helvetica*, **108**, 5-37.

II. CALAME F.G. and FELBER F. **Distribution of diploid sexual and triploid apomictic dandelions (*Taraxacum* sect. *Ruderalia*) along two altitudinal transects in Switzerland**. *Botanica Helvetica*, **110**, 109-114.

III. MEIRMANS P.G., CALAME F.G., BRETAGNOLLE F., FELBER F. and DEN NIJS J.C.M. 2000. **Anthropogenic disturbance and habitat differentiation between sexual diploid and apomictic triploid *Taraxacum* sect. *Ruderalia***. *Folia Geobotanica Phytotaxonomica*, **34**, 451-469.

La forme complète de la thèse est disponible à la **Bibliothèque centrale de l'Université de Neuchâtel** ainsi qu'à l'institut de botanique de l'Université de Neuchâtel (Prof. Ph. Küpfer).

Article de synthèse

La polyploïdie chez les plantes

François Bretagnolle, François Felber, François G. Calame et Philippe Küpfer

Institut de botanique, Emile-Argand 11, 2000 Neuchâtel, Suisse

Manuscrit accepté le 18 février 1998

Abstract

Bretagnolle F., Felber F., Calame F. G. et Küpfer Ph. 1998. Polyploidy in plants. Bot. Helv. 108: 5–37.

The role of polyploidy in the evolution of plants is reviewed. The types of polyploids and their origins are defined. Instant consequences of polyploidy are described, as well as the relationships between polyploidy and distribution, ecology and breeding system. The conditions for the establishment of polyploids in a diploid population are discussed. Finally, the evolution from polyploid to diploid inheritance (diploidisation) is summarised.

Key words: polyploidy, evolution, genetics, ecology, reproduction, establishment, diploidisation.

Introduction: définition et importance du phénomène

La polyploïdie désigne l'état d'un noyau dans lequel le nombre de lots de chromosomes homologues (génomés de base) est supérieur à deux. Elle est un cas particulier de l'euploïdie qui recouvre toute situation dans laquelle le nombre de chromosomes d'un noyau est un multiple entier (p) du nombre de base (x). En ce sens, aucune ambiguïté ne s'attache à ce phénomène qui s'applique aussi bien à une espèce, à une population ou à un individu qu'à un organe ou à un tissu, ou même à une simple cellule. Dans la suite de ce texte, nous ne nous intéresserons qu'au niveau individuel, populationnel ou spécifique.

La polyploïdie est un phénomène qui a été décrit dès le début de ce siècle et en 1917, Winge émet l'hypothèse que les polyploïdes apparaissent par hybridation et doublement somatique du stock chromosomique. Dix ans plus tard, en 1926, Kihara et Ohno reconnaissent deux grandes catégories de polyploïdie: l'allopolyploïdie et l'autopolyploïdie (voir § 1). C'est autour des problèmes soulevés par ces deux publications que la communauté scientifique s'intéressera à la polyploïdie. L'évolution des connaissances est jalonnée par différentes synthèses (par ex. Müntzing 1936, Stebbins 1950, 1971, DeWet 1971, Harlan et DeWet 1975, Levin 1983, Favarger 1984, Gottschalk 1985, Ramanna 1992, Thompson et Lumaret 1992) qui montrent que, jusque vers les années 80, la communauté scientifique s'est essentiellement préoccupée (1) de mettre en évidence les mécanismes responsables de la polyploïdisation, (2) de dégager les grandes tendances biogéographiques et écologiques associées à la polyploïdie, (3) d'assigner une position taxonomique à chaque unité polyploïde et enfin

(4) de décrire les conséquences morphologiques, physiologiques ou génétiques de la polyploïdisation.

Depuis les années 80, la polyploïdie est analysée dans un contexte moins statique. Elle est comprise comme un processus de dynamique évolutive, marqué par trois phases importantes: l'apparition des polyploïdes (cf. la grande question des origines § 1), leur établissement, influencé notamment par les effets instantanés de la polyploïdisation (cf. § 2) et leur relation avec les populations diploïdes parentales (cf. § 3) et enfin leur persistance et leur évolution (§ 3 et § 4). Les travaux publiés au cours des deux dernières décennies ont tenté d'éclairer tout ou partie de ces questions.

Importance du phénomène dans le règne animal et végétal

Dans le règne animal, la polyploïdie est présente chez certaines familles d'invertébrés: rotifères, mollusques, plathelminthes, crustacés et insectes (Suomalainen et Saura 1973, Lokki et al. 1975, Lokki et Saura 1980, Goldman et LoVerde 1983, Goldman et al. 1984, Bullini 1985, Weider 1987, Weider et al. 1987, Beaton et Hebert 1988, Martens et al. 1989, Beaumont et Fairbrother 1991, Walsh et Zhang 1992, Zhang et King 1992) mais aussi chez les vertébrés: poissons, amphibiens (en particulier les salamandres et les grenouilles) et enfin reptiles (Parker et Selander 1976, Ralin et Selander 1979, Bogart 1980, Schultz 1980, Bullini 1985, Bogart et Licht 1986, Kobel et Du Pasquier 1986, Sessions et Larson 1987, Licht et Bogart 1989, 1990, Licht et Lowcock 1991). Par ailleurs, dans le règne animal, la polyploïdie est presque exclusivement associée à une reproduction asexuée par parthénogenèse (voir § 2d) (Cole 1980) bien que quelques organismes polyploïdes à reproduction sexuée se rencontrent également (Bogart 1980, Bogart et Licht 1986, Kobel et DuPasquier 1986).

Dans le règne végétal en revanche, l'impact de la polyploïdie est beaucoup plus considérable et concerne toutes les divisions principales des plantes : algues (Stebbins 1950, Nichols 1980), bryophytes (Stebbins 1950, Crosby, 1980, Wyatt et Stoneburner 1984, Wyatt et al. 1989), ptéridophytes (Wagner et Wagner 1980, Grant 1981), gymnospermes (Stebbins 1950, Delevoryas 1980) et angiospermes (Stebbins 1950, 1971, Averett 1980, Grant 1981). Cependant de fortes hétérogénéités existent dans et entre les différents groupes de plantes.

Ainsi, la polyploïdie a certainement joué un rôle considérable dans l'évolution et la diversification des bryophytes et des ptéridophytes. Cependant, il est difficile de trancher sur la nature polyploïde d'un grand nombre d'unités taxonomiques et de fortes controverses existent à ce sujet (Grant 1981, Britton 1984, Wyatt et Stoneburner 1984, Soltis et Soltis 1987, 1990b, Wyatt et al. 1989, Werth et Windham 1991).

La polyploïdie est peu fréquente chez les gymnospermes (Delevoryas 1980). En revanche, chez les angiospermes, on estime que 35% à 70% des espèces ont subi au moins un épisode de polyploïdisation au cours de leur évolution (Stebbins 1950, 1971, Averett 1980, Goldblatt 1980, Grant 1981). Des familles entières seraient même apparues par polyploïdisation comme, par exemple, les Ericaceae, les Fagaceae, les Juglandaceae, les Magnoliaceae, ou encore les Salicaceae (Dobzhansky et al. 1977). Chez les autres familles, la fréquence de la polyploïdie est très variable. Certaines familles abritent peu de polyploïdes alors que d'autres en présentent une forte fréquence comme chez les Araliaceae, les Crassulaceae, les Poaceae, les Polygonaceae ou les Rosaceae (Stebbins 1950, Lewis 1980b, Averett 1980, Goldblatt 1980).

Pourquoi la polyploïdie est-elle plus rare dans le règne animal que dans le règne végétal?

Plusieurs hypothèses ont été avancées pour expliquer la rareté des polyploïdes dans le règne animal par rapport aux plantes (revues par Orr 1990 et Dufresne et Hebert 1994).

L'une d'entre elles invoque des contraintes ontogéniques plus complexes chez les organismes centralisés (animaux) ce qui les rendraient plus sensibles aux diverses perturbations du métabolisme engendrée par la polyploïdisation. Une hypothèse plus plausible cependant résulte du lien très étroit entre la parthénogenèse et la polyploïdie dans le règne animal (voir définition de la parthénogenèse dans le § 2*d*). Dès 1925, Muller formule l'hypothèse que la polyploïdie est rare chez les animaux dioïques parce qu'elle en altère le déterminisme du sexe. Selon Orr (1990), la polyploïdie introduirait un fort désavantage sélectif chez les organismes possédant une paire de chromosomes sexuels parce que, même si la polyploïdisation ne perturbe pas automatiquement le déterminisme du sexe, elle perturbe invariablement l'équilibre complexe qui est établi entre l'hétérosome X et les produits génétiques des autosomes. Ceci explique pourquoi la polyploïdie est rare chez les organismes ayant un chromosome sexuel différencié, ce qui est fréquemment le cas dans le règne animal, par comparaison aux organismes ayant un chromosome sexuel non différencié, qui sont prépondérants dans le règne végétal. Dans le règne végétal, parmi les espèces dioïques dans lesquelles il existe aussi des relations très sensibles entre les chromosomes sexuels et les autosomes, la polyploïdie est très peu répandue (Chattopadhyay et Sharma 1991), mais elle existe néanmoins (par ex. Yan et al. 1997). Les conséquences génétiques de la polyploïdisation sur le déterminisme du sexe dans le règne animal ont été particulièrement étudiées chez les amphibiens du genre *Xenopus* (Kobel et Du Pasquier 1986) et semblent en accord avec les hypothèses formulées par Orr (1990). Dans le règne végétal, Pal et Pandey (1982) ont montré que, dans le genre *Amaranthus*, la tétraploïdisation par doublement somatique était suivie d'une expression prépondérante de la fonction mâle. La polyploïdisation perturbe l'équilibre génétique complexe qui détermine l'expression du sexe et induit un déséquilibre hormonal réduisant fortement la production des fleurs femelles. Une étude récente menée dans le genre *Actinidia* montre que le mode de polyploïdisation (somatique versus sexuel c.f. § suivant) peut jouer un rôle majeur sur la persistance du déterminisme sexuel (Yan et al. 1997).

L'hypothèse de Muller (1925) réactualisée par Orr (1990) n'explique cependant pas pourquoi il existe aussi peu de polypléides dans des groupes animaux capables de reproduction asexuée et en particulier parmi ceux dont le déterminisme sexuel est de nature environnemental plutôt que chromosomique (Dufresne et Hebert 1994). Ce manque de polypléides amène Dufresne et Hebert (1994) à formuler une hypothèse alternative en suggérant que la faible fréquence des événements d'hybridation dans le règne animal est la cause principale de la faible fréquence de la polyploïdie dans ce règne. La contrainte à la polyploïdisation dans le règne animal serait donc située au stade de la genèse des polypléides plutôt qu'au stade des complications cytologiques ou génétiques intervenant après polyploïdisation. Plusieurs synthèses récentes indiquent que l'hybridation suivie de polyploïdisation est un processus fonctionnel qui est le moteur de l'évolution d'un très grand nombre d'espèces animales ou végétales (Abbott 1992, Arnold 1992, Stace 1993, Dufresne et Hebert 1994, Abbott et Lowe 1996).

1 – Les grands types de polyploïdie et la question des origines

Très tôt dans l'histoire de la polyploïdie, il s'est avéré que le concept de polypléide recouvrait un phénomène hétérogène puisque l'ensemble des chromosomes d'un individu polypléide pouvait provenir de la multiplication d'un seul génome de base ou de l'addition de deux, voire de plus de deux génomes différents. Dès 1926, Kihara et Ohno ont proposé les termes d'autopolyploïde dans le cas d'une multiplication d'un même génome et d'allopolypléide dans le cas d'une association de génomes différents. Cette classification fut admise

jusque vers la moitié du siècle. Mais l'avènement de la théorie synthétique de l'évolution, et notamment la conception de l'espèce biologique, associé à la description de nombreux polyploïdes semblant présenter des caractéristiques chromosomiques intermédiaires entre celles d'un autopolyploïde et celles d'un allopolyploïde, impliqua la description d'un degré supplémentaire de complexité dans la classification. Ebauchée par Stebbins en 1945, la nouvelle classification fut formalisée par le même auteur en 1947. Elle n'a été que peu contestée depuis (voir Jackson 1976). Elle est fondée sur la manière dont l'appariement des chromosomes s'effectue au cours de la première division méiotique. Si les différents génomes présentent des affinités fortes (homologie totale ou partielle), les chromosomes homologues ou homéologues formeront des figures caractéristiques, correspondant à l'association de plus de deux chromosomes homologues, que l'on nomme multivalents. La présence de multivalents lors de la méiose constitue la caractéristique cytologique d'un *autopolyploïde* au sens où Kihara et Ohno l'avaient proposé. On représente par exemple un autotétraploïde par le symbole AAAA, où chaque lettre A correspond à un lot de chromosomes de base. Un autopolyploïde a donc par définition une origine monophylétique. On parle encore de polyploïde infra- ou intraspécifique, en ce sens qu'il possède des génomes identiques (autopolyploïdie homozygote au sens de Lewis 1980a) ou homologues (autopolyploïdie hétérozygote) (Brochman et al. 1992a).

A l'opposé, si l'ensemble des chromosomes de l'individu polyploïde provient de deux (ou éventuellement plus) génomes suffisamment différents pour ne permettre qu'un appariement sous forme de bivalents, Stebbins reprend le terme d'*allopolyploïde* (semblable au terme d'*amphiploïde* ou d'*allopolyploïde génomique*). Un allotétraploïde est symbolisé par la formule AABB où les lettres A et B désignent deux génomes de base différents (hétérologues). Un allopolyploïde, encore appelé polyploïde interspécifique, est donc par définition un individu ayant une origine polyphylétique. On parle donc maintenant d'autopolyploïde quand les polyploïdes dérivent de génomes qui sont similaires du point de vue chromosomique et génétiquement compatibles et d'allopolyploïdes quand ils dérivent de génomes différents du point de vue chromosomique et génétiquement incompatibles (Stebbins 1980).

La nuance introduite par Stebbins par rapport à Kihara et Ohno provient du fait que la nouvelle classification prend en compte les cas intermédiaires pour lesquels la différenciation des génomes de base est suffisamment forte pour que l'appariement méiotique des chromosomes homéologues soit perturbé mais non totalement empêché. Stebbins propose alors le terme d'*allopolyploïdes segmentaires*. Par exemple, un allotétraploïde segmentaire sera représenté par le symbole $A_1A_1A_2A_2$ où A_1 et A_2 symbolisent respectivement les génomes d'individus parentaux qui ne sont ni totalement fertiles, ni totalement stériles lorsqu'on les croise entre eux.

Plus tard, d'autres auteurs, dans le souci de tenir compte de tous les degrés de parenté des génomes de base ont proposé une classification plus nuancée (voir par exemple Löve 1964 ou références dans DeWet 1971). Malgré tout, c'est bien à la classification effectuée par Stebbins ou à ses variantes, que beaucoup d'auteurs continuent de faire référence (Jackson 1976, 1982, Lewis 1980a, Briggs et Walters 1984, Thompson et Lumaret 1992).

L'information obtenue par l'observation des appariements chromosomiques sur la nature de la polyploïdie est à utiliser avec précaution, car un véritable autopolyploïde peut présenter un appariement chromosomique caractéristique d'allopolyploïde et inversement (Jackson 1982, 1984, Bever et Felber 1992).

Le problème du taxonomiste revient donc à estimer si les différentes unités (taxons) diploïdes ayant donné leur génome de base à un polyploïde constituent des espèces biologiques distinctes. La démonstration la plus simple consiste à croiser les différents géniteurs potentiels entre eux et d'établir la fertilité des descendants (Stebbins 1945, 1947). Le problème ma-

jeur réside dans le fait que souvent il est très difficile de déterminer les géniteurs diploïdes des polyploïdes, soit parce que ces espèces ont elles-mêmes évolué ou disparu, soit parce qu'au cours de sa phylogenèse, le polyploïde a connu des phases d'hybridation et/ou de polyploïdisation successives telles qu'il est impossible de retrouver avec certitude les taxons diploïdes parentaux.

Au cours des 15 dernières années, le développement des techniques de génétique moléculaire a permis de retrouver avec une bonne fiabilité les ancêtres diploïdes de certains allopolyploïdes et de déterminer le nombre et la fréquence des épisodes de polyploïdisation (par ex. Lumaret et al. 1989, Soltis et Soltis 1989b, 1991, Pillay et Hilu 1990, Wolf et al. 1990, Hooglander et al. 1993, van Dijk et Bakx-Schotman 1997).

Une autre méthode, développée récemment en Grande Bretagne, consiste à hybrider *in situ*, c'est-à-dire sur les chromosomes du polyploïde, le génome total préalablement marqué de l'un des parents. Les sites d'hybridation sont ensuite analysés par microscopie fluorescente. Cette technique a reçu le nom de GISH pour *Genomic in situ Hybridisation* (voir Bennett 1995). Cette méthode, bien que difficile à mettre en œuvre, a permis de confirmer l'identité des génomes parentaux de certains allopolyploïdes (exemples dans Bennett 1995).

Les origines de la polyploïdie: les diplogamètes

Un individu polyploïde peut apparaître soit par doublement chromosomique, dans le zygote ou dans un tissu somatique, soit par la non-réduction gamétique (DeWet 1980). Depuis la parution de l'article de Winge en 1917, on pensait, à de rares exceptions près, que les polyploïdes apparaissaient par un doublement somatique des chromosomes. Dans les complexes polyploïdes pyrénéo-alpiens, Küpfer (1974) n'a pas observé de corrélations entre la fréquence des endomitoses dans l'appareil souterrain, la présence de drageons et l'émergence de la polyploïdie au sein de populations naturelles. L'hypothèse d'une polyploïdisation par doublement somatique du nombre chromosomique (polyploïdie somatique) a été abandonnée depuis le travail, désormais classique, de Harlan et DeWet (1975), qui publient une liste de 85 genres de plantes produisant occasionnellement des gamètes ayant un nombre somatique de chromosomes (appelés gamètes non-réduits, $2n$ gamètes ou encore diplogamètes, terme que nous utiliserons par la suite). Ils renforcent en cela l'idée déjà avancée par Karpechenko (1927), Darlington (1937, 1956), Skriebe (1956, 1966, 1969), et ils émettent l'hypothèse que la formation de diplogamètes et leur fusion constitue le moteur essentiel de la polyploïdisation qui devient alors sexuelle. Selon Harlan et DeWet (1975), il existe trois mécanismes naturels conduisant à l'émergence d'un individu polyploïde à partir de parents diploïdes soit : (1) par polyploïdisation sexuelle unilatérale (un diplogamète féconde un gamète normalement réduit) ou bilatérale (un diplogamète féconde un autre diplogamète) (Fig. 1); (2) par la formation préalable d'hybrides diploïdes produisant des gamètes non-réduits avec pour conséquence une polyploïdisation sexuelle ultérieure ou (3) par la formation d'un hybride diploïde suivi d'un doublement somatique des chromosomes. Selon ces auteurs, le processus responsable de la genèse des autopolyploïdes est principalement la polyploïdisation sexuelle (1) alors que les modes de formation des allopolyploïdes nécessitent une étape intermédiaire par la formation d'un hybride diploïde (2) ou (3) (Fig. 2).

La polyploïdisation sexuelle unilatérale (1) implique la création d'individus triploïdes intermédiaires assurant la transition vers la production d'individus de niveaux supérieurs de polyploïdie (triploid bridge hypothesis).

Suite à l'article de Harlan et DeWet, l'importance, voire la prédominance des diplogamètes dans la genèse des autopolyploïdes a été largement reconnue (Jackson 1976, DeWet 1980, Lewis 1980a, 1980b, Hermsen 1984, Felber 1991, Thompson et Lumaret 1992, Bretagnolle

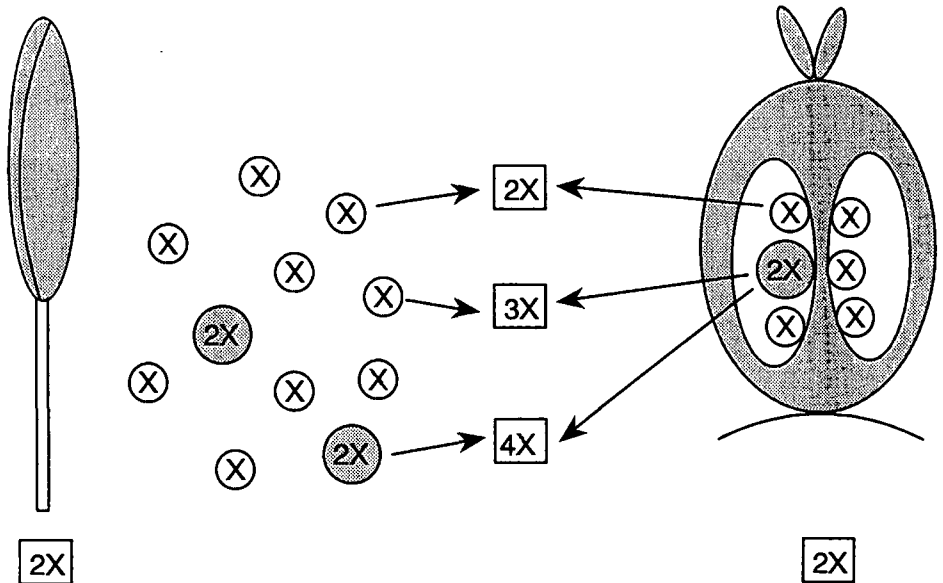


Fig. 1. Chez une plante, la plupart des cellules sexuelles possède un nombre de chromosomes égal à la moitié de celui des cellules somatiques. La production accidentelle de gamètes ayant un nombre somatique de chromosomes (diplogamètes) peut conduire à la formation d'un autopolyploïde.

et Thompson 1995, Yan et al. 1997). En effet, l'hypothèse du doublement somatique implique des situations (rareté du phénomène, importante perte de variabilité génétique, homozygotie) qui sont en désaccord avec les faits observés dans de nombreux complexes polypléïdes (voir Bretagnolle et Thompson 1995). L'hypothèse de la polypléïdisation sexuelle s'appuie sur de nombreux arguments. D'une part, la production de diplogamètes par des individus diploïdes a été documentée pour beaucoup d'espèces sauvages et cultivées chez les plantes, plus rarement dans le règne animal, et ce avec des fréquences de production pouvant être localement élevées (Bogart et Licht 1986, Bretagnolle et Thompson 1995). D'autre part, un certain nombre d'individus autopolyploïdes ont été obtenus par croisements contrôlés de diploïdes producteurs de diplogamètes et même suite à des croisements spontanés (voir Bretagnolle et Thompson 1995, Bretagnolle et Lumaret 1995). En outre, la polypléïdisation sexuelle autorise une relative répétition du processus de polypléïdisation mais aussi l'établissement d'un flux de gène unilatéral des diploïdes vers les polypléïdes, par le biais de diplogamètes, qui peut être actif même après les phases de polypléïdisation. Cette souplesse permet d'expliquer (1) pourquoi dans de nombreux complexes polypléïdes, les autopolyploïdes expriment une part importante et souvent même la totalité de la variabilité génétique des diploïdes (estimée soit à partir du polymorphisme enzymatique soit à partir de marqueurs moléculaires de l'ADN) et (2) pourquoi il est possible de mettre en évidence des indices de polypléïdisation récurrente sur la base de marqueurs moléculaires. L'autopolyploïdie représente donc un processus dynamique et les unités polypléïdes résultent d'épisodes multiples de polypléïdisation (synthèse de Soltis et Soltis, 1993, 1995 et pour exemple Ptacek et al. 1994, van Dijk et Bakx-Schotman 1997).

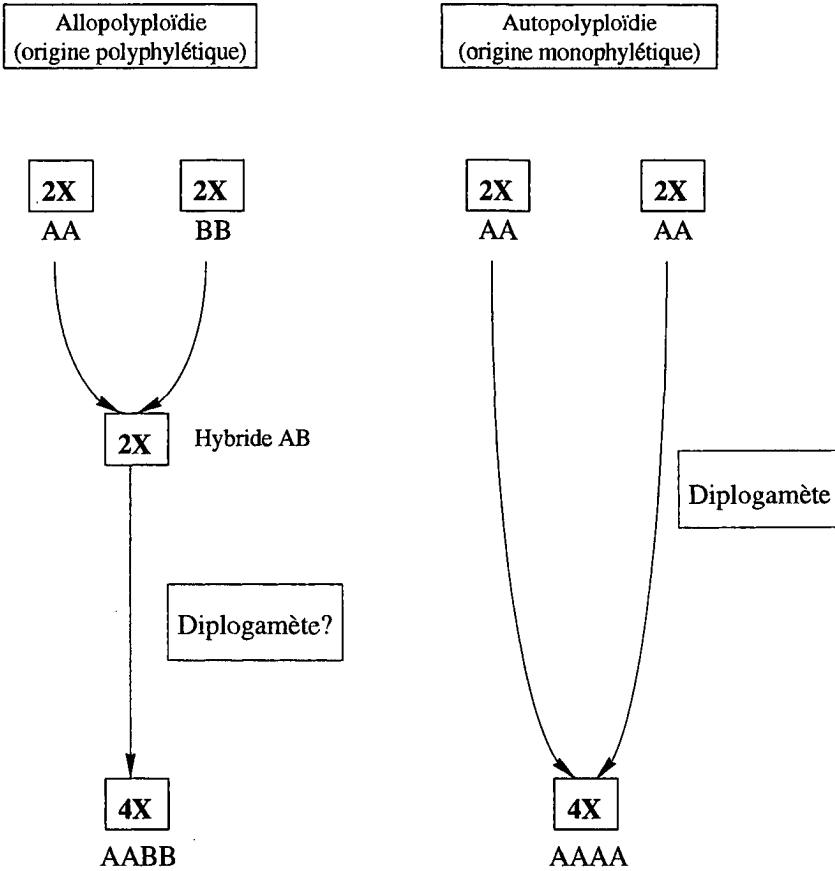


Fig. 2. Origines des auto- et des allopolyploïdes. Un autopolyploïde est issu de la fusion de diplogamètes, alors que la formation d'un allopolyploïde implique en général un hybride diploïde.

Le rôle joué par les diplogamètes dans la genèse des allopolyploïdes semble plus complexe. Bien que théoriquement des allopolyploïdes pourraient, comme les autopolyploïdes, être directement obtenus par polyploïdisation sexuelle bilatérale, cette hypothèse est actuellement peu explorée comme un scénario plausible d'allopolyploïdisation. C'est sans doute pour cette raison que, contrairement à l'autopolyploïdie, aucune tentative n'a été réalisée à notre connaissance pour obtenir des allotétraploïdes par croisement direct de diploïdes parentaux produisant des diplogamètes. L'hybridation joue un rôle prépondérant dans les hypothèses associées à la genèse des allopolyploïdes. Ceci est largement dû au fait que (a) très fréquemment des hybrides diploïdes, dans le cas d'allotétraploïdes, ou de degré de polyploïdie supérieure, dans le cas par exemple d'allohexaploïdes, ont été découverts en conditions naturelles et souvent au contact des populations d'espèces parentales (par ex. Vuille 1986, Raybould et al. 1991, Novak et al. 1991, Abbott et Lowe 1996) et (b) dans beaucoup de cas, seule une étape impliquant un hybride polyploïde intermédiaire peut expliquer la formation d'allopoly-

ploïdes à degré de polyplôïdie élevé et dont les deux précurseurs sont des espèces diploïdes (voir par ex. Urbanska et al. 1997). Les allopolyploïdes apparaîtraient donc à partir de ces hybrides soit (1) par doublement somatique, (2) par polyplôïdisation sexuelle bilatérale faisant probablement intervenir aussi l'autofécondation ou, (3) dans des cas plus complexes, par des schémas impliquant à la fois des croisements en retour avec l'un des parents et une polyplôïdisation sexuelle unilatérale (voir par ex. Novak et al. 1991, Stace 1993, Abbott et Lowe 1996, Urbanska et al. 1997). Les hybrides F_1 présentent une stérilité plus ou moins importante mais produisent des gamètes fertiles de différents degrés de polyplôïdie (par ex. Stace 1993) qui permettront soit la polyplôïdisation sexuelle, soit, par des croisements en retour, l'introgession de l'une au moins des deux espèces parentales par le génome de l'autre (Abbott 1992, Stace 1993). Le plus souvent, la polyplôïdisation des hybrides restaurera leur fertilité.

Une perte importante de variabilité génétique a été observée chez certains allopolyploïdes (Rayboud et al. 1991) alors que, pour beaucoup d'autres complexes, la variabilité sera conservée par la récurrence des épisodes de polyplôïdisation (Roose et Gotlieb 1976, Werth et al. 1985, Wyatt et al. 1988, Soltis et Soltis 1989b, Ashton et Abbott 1992, Brochman et al. 1992a, Abbott et Lowe 1996). Chez les allopolyploïdes, l'hypothèse du doublement somatique soulève les mêmes problèmes que chez les autopolyploïdes. Dans un cas comme dans l'autre, la polyplôïdisation sexuelle constitue le processus de polyplôïdisation le plus probable. Cependant, la présence d'hybrides naturels, diploïdes ou polyplôïdes au contact des populations parentales prouve qu'une certaine compatibilité existe entre les espèces parentales. Néanmoins, elle ne saurait pas constituer une preuve indiscutable que l'allopolyploïde soit apparue par l'intermédiaire d'un hybride diploïde, plutôt que suite à une polyplôïdisation sexuelle bilatérale directe à partir des deux parents diploïdes. Quoiqu'il en soit, il apparaît que les diplogamètes, associés ou non aux phénomènes d'hybridation, jouent sans doute un rôle important dans la genèse des allopolyploïdes comme dans leur l'évolution (Stace 1993).

Les diplogamètes sont produits à la suite de diverses perturbations de la méiose (voir Bretagnolle et Thompson 1995). De telles anomalies ont, dans leur grande majorité, un déterminisme génétique souvent complexe et dont l'amplitude d'expression peut être fortement modulée par différents facteurs environnementaux. Ainsi, des températures extrêmes peuvent induire la production de diplogamètes (Stein 1970, McHale 1983), de même que des chocs thermiques (Sax 1937). Un déficit hydrique (Gilles 1939) ou nutritif (Grant 1952) représente également un facteur favorisant la production de diplogamètes. Des parasites (Kostoff et Kendall 1929) ou des virus (Swaminathan et al. 1959, Sandfaer 1973) peuvent également induire des aberrations méiotiques qui peuvent favoriser la formation de diplogamètes. Dans le cas d'individus diploïdes hybrides, la nature différente des deux lots chromosomiques peut empêcher l'appariement méiotique et conduire à une forte production de diplogamètes sans intervention de facteurs génétiques ou environnementaux.

Le modèle de polyplôïdisation par diplogamètes a profondément modifié la compréhension de la polyplôïdie puisqu'il a transformé un événement rare, isolant instantanément le ou les néopolyploïdes de leur population parentale, en un processus dynamique récurrent, permettant un flux de gènes unilatéral des populations parentales vers les néopolyploïdes (Brochman et al. 1992b, Bretagnolle et Thompson 1995). Un tel processus permet de comprendre pourquoi la polyplôïdie, et surtout l'autopolyploïdie, n'est pas un cul-de-sac évolutif.

2 – Conséquences instantanées de la polyplôïdisation

Par conséquences instantanées, nous entendons l'ensemble des bouleversements structuraux et fonctionnels liés à la multiplication des copies d'un génome. Nous nous intéressons

donc ici à déterminer les différences immédiates (morphologiques, génétiques etc...) attendues chez un néopolyploïde de première génération par rapport à ses parents diploïdes. Nous ne discuterons pas ici des conséquences de la polyploïdie sur la spéciation qui s'inscrivent dans une perspective à plus long terme.

Les effets instantanés imputables à la polyploïdisation ont classiquement été subdivisés en deux grandes catégories de phénomènes: les «*effets nucléotypiques*» (§ 2a) et les «*effets génétiques*» (§ 2b). Les effets nucléotypiques évoquent les conséquences biophysiques immédiates de l'augmentation de la quantité d'ADN sur la cellule, indépendamment de l'information véhiculée par cette molécule (Price 1976). Les effets génétiques, en revanche, sont liés à l'information contenue dans l'ADN (Bennett 1972). Par ailleurs, la combinaison complexe des deux classes d'effets va aboutir à des bouleversements phénotypiques que nous analyserons par la suite et qui concernent les aspects chorologiques et écologiques (§ 2c) ainsi que le système de reproduction (§ 2d).

2a – Les effets nucléotypiques

Une forte corrélation existe entre la quantité d'ADN contenue dans un noyau et le volume ou la taille cellulaire (Van't Hof et Sparrow 1963, Darlington 1965, Price 1976, Olmo 1983, Bennett 1987). Elle s'applique aux cellules eucaryotes d'une manière générale et concerne de toute évidence aussi la polyploïdie qui représente un cas extrême de variation quantitative d'ADN dans un noyau.

L'augmentation du volume cellulaire des individus polyploïdes par rapport aux diploïdes parentaux est un phénomène universel et a été mis en évidence autant dans le règne animal (Olmo 1983, Sessions et Larson 1987, Licht et Bogart 1987, 1990, Licht et Lowcock 1991, Walsh et Zhang 1992) que dans le règne végétal (Müntzing 1936, Stebbins 1971, Tal 1980, Warner et Edwards 1993). Chez les angiospermes par exemple, l'augmentation du volume cellulaire associé à la polyploïdie est systématiquement observée sur les néopolyploïdes obtenus par doublement du nombre chromosomique, soit à l'aide de méthodes artificielles telles que la colchicine (par ex. Müntzing 1936, Timko et Vasconcelos 1981, Pundir et al. 1983, Fagerberg et al. 1990, van Dijk et van Delden 1990) ou le dioxyde d'azote (Berdahl et Barker 1991), soit par polyploïdisation sexuelle (Hahn et al. 1990, Bretagnolle et Lumaret 1995). Une telle augmentation se retrouve aussi au sein des complexes polyploïdes naturels (par ex. Jellings et Leech 1984, van Santen et Casler 1986, Reinink et Blom-Zandstra 1989, Warner et Edwards 1989, van Dijk et van Delden 1990, Pyke et al. 1990, Humbert-Droz et Felber 1992, Misset et Gourret 1996).

Chez les végétaux, les cellules de tous les massifs cellulaires subissent cette augmentation (cellules du mésophylle, stomates...etc.) et cet accroissement de taille se répercute sur des structures plus complexes (augmentation du diamètre des grains de pollen, de la taille et du poids des graines et, d'une manière plus générale, de la taille des organes). On parle donc d'un effet de «*gigantisme*» lié au doublement chromosomique (Müntzing 1936, Stebbins 1950, 1971, Lewis 1980a). Le gigantisme est systématiquement observé lors de polyploïdisation artificielle par doublement somatique ou sexuel (par ex. Hashemi et al. 1989, Reinink et Blom-Zandstra 1989, Evans et Rahman 1990, Fagerberg et al. 1990, Hahn et al. 1990, van Dijk et van Delden 1990, Berdahl et Barker 1991, Pringle et Murray 1992, Bretagnolle et Lumaret 1995, Dhawan et Lavana 1996). Il est toutefois intéressant de souligner que la comparaison entre des polyploïdes obtenus par traitement à la colchicine d'une part et des diploïdes et des polyploïdes naturels d'autre part montrent que la taille des différentes cellules des tétraploïdes naturels, bien que significativement plus grande que celle des diploïdes, peut être parfois très inférieure à celle des tétraploïdes obtenus par doublement à la colchi-

cine. Ceci suggère que l'augmentation instantanée de la taille cellulaire liée à la polyploïdisation peut être compensée ultérieurement par la sélection, sans doute pour maintenir un bilan métabolique optimal (Butterfass 1989, van Dijk et van Delden 1990, Warner et Edwards 1993). Les mêmes observations ont été réalisées chez des espèces de poissons et d'amphibiens pour lesquelles aucune variation de taille cellulaire n'accompagne la variation du degré de polyploïdie dans les complexes naturels (Schmidtke et al. 1975, Leipoldt et Schmidtke 1982, Leipoldt 1983). De la même manière, un certain nombre de compensations, à l'échelle d'un organe (par exemple une diminution du nombre de cellules par organe), peuvent intervenir de telle sorte que la taille globale de l'organe ne varie pas ou peu (Stebbins 1950, Licht et Bogart 1987, Warner et Edwards 1989). Ceci montre que des processus de régulation, liés à des contraintes fonctionnelles, peuvent moduler les effets de gigantisme.

La simple augmentation du volume cellulaire accompagnant la polyploïdisation a aussi des conséquences importantes sur le métabolisme de la cellule puisque la surface des membranes augmente alors que le rapport surface membranaire-volume cellulaire diminue (Olmo 1983, Warner et Edwards 1993). Ces changements affectent donc certainement, bien que cela soit encore mal compris, les taux de diffusion d'un certain nombre de molécules à travers la membrane cellulaire et notamment les gaz (Warner et Edwards 1993). Chez les diploïdes, on retrouve aussi une très forte corrélation entre la taille du génome (et la taille cellulaire) et le nombre de chloroplastes dans plusieurs types cellulaires (Butterfass 1989, Ho et Rayburn 1991). De manière logique, une telle relation s'étend naturellement à la polyploïdie et a été mise en évidence autant chez des auto- et allopolyploïdes induits que chez des polyploïdes naturels (Butterfass 1989, Dhawan et Lavania 1996). Il en résulte que la capacité photosynthétique par cellule augmente avec le degré de polyploïdie dans tous les taxa où ce type de comparaisons a été effectué. Cette augmentation est cependant fréquemment modulée par des phénomènes de compensation quand on passe à l'échelle de la feuille ou de l'unité de surface foliaire (voir Warner et Edwards 1993).

Une autre conséquence importante de l'augmentation du volume cellulaire avec la quantité d'ADN concerne la durée des cycles de la mitose et de la méiose. Van't Hof et Sparrow (1963) ont montré pour plusieurs espèces de plantes, qu'il existait une très forte corrélation linéaire positive entre la durée du cycle mitotique, la taille cellulaire et la quantité d'ADN. De telles relations se retrouvent chez les polyploïdes dont le cycle mitotique et méiotique est souvent plus lent que celui des diploïdes et leur taux de croissance plus faible (Müntzing 1936, Stebbins 1950, Murin 1976, Garbutt et Bazzaz 1983). Une corrélation semblable existe lorsque la quantité d'ADN nucléaire et la durée minimale de génération ou le taux de développement sont comparés. Ainsi, Bennett (1972) montre que plus la quantité d'ADN est importante, plus la fréquence d'espèces annuelles diminue parmi un échantillonnage important d'espèces diploïdes. Par analogie, on remarque que la fréquence des polyploïdes, dans la flore actuelle, est beaucoup plus forte chez les espèces à croissance pérenne que chez les espèces annuelles (Müntzing 1936, Stebbins 1971, Averett 1980, Golblatt 1980). Cependant cette relation entre cycle mitotique et le degré de polyploïdie n'est pas toujours simple et semble aussi dépendre d'autres facteurs liés à l'histoire évolutive des cytotypes (Murin 1976).

Enfin, une relation claire existe entre la taille du génome et le rythme saisonnier de croissance, tout au moins dans les régions tempérées. Elle semble liée à une sensibilité différente du processus de division et de croissance cellulaire aux basses températures (Grime et Mowforth 1982, Grime et al. 1985). Ainsi, les espèces ou les individus ayant un grand génome entrent en végétation plus tôt au printemps et présentent une résistance au froid plus importante que celles ayant un génome plus petit (Grime et Mowforth 1982, Grime et al. 1985, Moore 1985, McGillivray et Grime 1995). L'avantage relatif des individus précoces a été interprété comme une différenciation temporelle de la niche permettant soit la coexistence de

plusieurs espèces dans une communauté végétale, soit l'exploitation de niches micro-climatiques différentes pour une même espèce (Grime et Mowforth 1982, Greenlee et al. 1984, Grime et al. 1985, Moore 1985, Mowforth et Grime 1989). Dans un contexte biogéographique, cette relation apporte un éclairage intéressant puisque des études sur la variation intra- et interspécifique le long d'un gradient de latitude ou d'altitude montrent des corrélations significatives entre l'augmentation de la quantité d'ADN nucléaire et la capacité de croissance dans des climats plus froids (voir Bennett 1976, 1987, Labani et Elkington 1987, Rayburn et Auger 1990, Porter et Rayburn 1990, Ceccarelli et al. 1992, McMurphy et Rayburn 1992, Wakamiya et al. 1993, McGillivray et Grime 1995). Cette propriété a été utilisée en amélioration des plantes pour créer de nouvelles variétés résistantes au froid (Bennett 1976).

L'accroissement de la taille du génome lié à la polyploïdie présente-t-il la même corrélation avec la sensibilité à la température? Les avis ne semblent pas unanimes. Ainsi, dans la flore européenne, la fréquence des polyploïdes paraît plus forte aux latitudes élevées (Reese 1958, Stebbins 1950, 1985, DeWet 1971, Ehrendorfer 1980, Bennett 1987). Cette tendance s'observe également au sein de différents complexes polyploïdes (par ex. Bayer 1987, Gadella 1987, 1991, Brochmann et al. 1992a). Toutefois la corrélation avec la température n'est nullement démontrée (Favarger 1957, 1967). Il est probable que les distributions des cytotypes dans les Alpes et les Pyrénées soient déterminées par des facteurs plus historiques qu'écologiques (voir § 5)

A la lumière de ce chapitre, on peut donc considérer la polyploïdie comme une des composantes des processus évolutifs plus généraux qui influent sur la taille du génome des organismes. Il semble en effet établi que l'augmentation progressive de la quantité d'ADN dans différents phylums d'eucaryotes s'est produite périodiquement selon un accroissement exponentiel non aléatoire et approximativement par doublements successifs (Sparrow et Nauman 1976). Deux hypothèses ont été proposées pour expliquer cette augmentation. La première attribue un rôle évolutif important à la variation de la quantité d'ADN, indépendamment de l'information génétique qu'il véhicule (voir Bennett 1987). La deuxième hypothèse, énoncée par Dawkins (1976) puis reprise par Doolittle et Sapienza (1980) et Orgel et Crick (1980), a reçu le nom de théorie du gène égoïste (selfish gene ou selfish DNA). Elle repose sur l'existence de grandes quantités d'ADN non codant, due à la duplication de séquences d'ADN de taille variables répétées de nombreuses fois en tandem ou dispersées en simples séquences, et spécule sur l'idée que l'unité de sélection est le gène dont le seul rôle serait de survivre dans le génome. Un organisme ne serait alors qu'un moyen de produire toujours plus d'ADN. Orgel et Crick (1980) comparent de telles séquences à l'intérieur d'un génome au comportement d'un parasite dans son hôte.

A la lumière de ces deux hypothèses, le rôle de la variation de la quantité d'ADN nucléaire a été examiné récemment chez plusieurs plantes (Price 1988, Narayan 1988, Govindaraju et Cullis 1991). Par rapport aux autres processus d'accroissement de la quantité d'ADN, il est important de garder en mémoire que la polyploïdisation représente une différenciation immédiate et brusque par rapport aux diploïdes parentaux. Elle fournit donc d'emblée une opportunité nouvelle et une prise différente à la sélection.

2b – Les effets génétiques

Les conséquences génétiques de la polyploïdisation découlent de l'augmentation du nombre de copies d'un locus, dans le cas de l'autopolyploïdie, associée à des effets dus à l'hybridation, dans le cas de l'allopolyplôidie. Elles ont fait l'objet de nombreuses discussions. Trois principales hypothèses expliquant le succès des polyploïdes ont été émises et sont résumées par Bever et Felber (1992):

L'hypothèse de l'effet de dosage

La première conséquence de la polyploïdie est d'augmenter le nombre de copies d'un locus. Alors qu'un diploïde possède deux copies de chaque gène, un p -ploïde en possède p . L'effet additif des allèles codominants d'un même locus impliquera un élargissement de la variabilité chez les polyploïdes. La polyploïdie aura une valeur adaptative positive si, dans un environnement donné, le dosage allélique optimal est de plus de deux copies. Ceci a été effectivement observé chez des polyploïdes naturels et artificiels pour lesquels l'effet de dosage se traduisait par une augmentation à la fois de la quantité d'enzymes et de son activité (Mears 1980, Warner et Edwards 1993, Dhawan et Lavania 1996). Néanmoins, des phénomènes de régulation peuvent aussi intervenir (Albuzio et al. 1978, Warner et Edwards 1993).

L'hypothèse du masquage des allèles délétères

Une autre conséquence de la polyploïdie tient à l'augmentation de la fréquence des hétérozygotes par rapport à celle des homozygotes dans une population en équilibre panmictique. Ainsi, un allèle délétère récessif aura moins de possibilités de s'exprimer chez un polyploïde que chez un diploïde. L'hypothèse du masquage des allèles délétères suppose ainsi que la moindre expression de ces allèles chez un polyploïde lui apporte un avantage (Briggs et Walters 1984).

L'hypothèse de la diversité allélique

L'hypothèse de la diversité allélique explique le succès des polyploïdes par l'augmentation de la diversité allélique, accompagnée de l'augmentation de l'hétérozygotie. Elle est documentée par une littérature récente très abondante sur des complexes polyploïdes naturels autant dans le règne animal (Lokki et al. 1975, Parker et Selander 1976, Ralin et Selander 1979, Bullini 1985, Kobel et Du Pasquier 1986, Zhang et King 1992) que dans le règne végétal (Mac Key 1970, Stebbins 1971, 1985, Bingham 1980, Mitton et Grant 1984, Soltis et Soltis 1993 pour revue). Dans le même sens, les polyploïdes de première génération, obtenus par polyploïdisation sexuelle, sont plus hétérozygotes et possèdent plus d'allèles par locus polymorphes que les diploïdes (Bretagnolle et Thompson 1995, Bretagnolle et Lumarret 1995). Enfin, une étude récente menée sur des polyploïdes obtenus par doublement somatique suggère que les néopolyploïdes sont capables de générer par eux-mêmes une grande diversité génétique en un court laps de temps, principalement par des restructurations internes, addition ou délétion de fragments d'ADN parental (Song et al. 1995).

L'évaluation de ces trois hypothèses par des modèles mathématiques a démontré que les effets de dosage et l'augmentation de la diversité allélique apportent des avantages substantiels au polyploïde, ce qui n'est pas le cas du masquage des allèles récessifs délétères (Bever et Felber soumis).

Plusieurs facteurs liés à l'histoire évolutive des polyploïdes semblent pouvoir moduler la variation du degré d'hétérozygotie. Certains polyploïdes peuvent ainsi offrir des hétérozygoties inférieures à celles des diploïdes (Shore 1991b, Zeroual-Humbert-Droz 1995). Des effets de fondation ou des diminutions brutales de la taille de la population, par exemple, constituent des facteurs d'appauvrissement de la diversité génétique, et peuvent théoriquement signer les phases précoces de l'établissement des polyploïdes et être diagnostiqués dans certaines populations polyploïdes (voir Bever et Felber 1992 pour les aspects théoriques, van Dijk et van Delden 1990, Raybould et al. 1991, Shore 1991b). De plus, l'hétérozygotie peut encore baisser à la suite de l'augmentation de la consanguinité dans une population

de petite taille (Roose et Gottlieb 1976, Watson et al. 1991). Néanmoins, la production de diplogamètes par les individus diploïdes, le caractère récurrent du processus de polyploïdisation et la capacité des néopolyploïdes à générer rapidement de la diversité génétique peuvent augmenter progressivement à la fois la diversité allélique et le degré d'hétérozygoté des polyploïdes (Ness et al. 1989, Wolf et al. 1990, Soltis et Soltis 1989b, 1991, 1993, 1995, Brochmann et al. 1992a, 1992b, Song et al. 1995).

En général, les gènes et les allèles des polyploïdes s'expriment de la même manière que chez les diploïdes (Roose et Gottlieb 1976). Par conséquent, les cellules des polyploïdes offrent une plus grande diversité de métabolites primaires et secondaires, mais aussi plus de voies métaboliques différentes à l'échelle d'une population (Roose et Gottlieb 1976, Ardouin et al. 1987, Jay et al. 1989, 1991, Samuel et al. 1990, Dhawan et Lavania 1996). Chez les amphibiens du genre *Xenopus*, Kobel et Du Pasquier (1986) ont montré que les polyploïdes avaient une diversité d'anticorps plus élevée que les diploïdes.

Dans le cas de l'allopolyploïdie, l'association de deux génomes différents peut amener, en plus de la synthèse des enzymes parentaux, la synthèse d'enzymes hybrides, nouvelles tant par leurs propriétés que par leur structure et inconnues chez les parents diploïdes (Barber 1970, Roose et Gottlieb 1976, Mears 1980, Guenegou et al. 1988, Gray et al. 1991, Brochmann et al. 1992a, 1992b, Dhawan et Lavania 1996). La présence plus fréquente d'enzymes hétéropolymères est aussi attestée chez beaucoup d'autopolyploïdes même si il n'y a pas d'innovation enzymatique (Krebs et Hancock 1989, Soltis et Soltis 1989a). Dans quelques complexes, certains allèles ne sont présents que chez les polyploïdes (Ralin et Selander 1979, Lumaret 1988b, Lumaret et Barrientos 1990, Shore 1991b, Zhang et King 1992). La présence de tels allèles peut s'expliquer par une certaine inertie des polyploïdes du fait que des mutations présentant un désavantage sélectif sont beaucoup moins rapidement éliminées (Lumaret 1988b, Lumaret et Barrientos 1990). L'hétérosis, liée à l'augmentation de l'hétérozygoté, se traduit par une augmentation de la vigueur des néopolyploïdes et de leurs performances (Bingham 1980, McCoy et Rowe 1986, Werner et Peloquin 1991, Bretagnolle et Thompson 1995).

Enfin, plus que la simple expression d'allèles différents, ce sont les interactions et les équilibres fonctionnels soumis à la sélection chez les diploïdes qui sont susceptibles d'être modifiés par la polyploïdisation (Stebbins 1971). Malheureusement, la plupart des hypothèses associées aux interactions géniques n'ont pas été vérifiées expérimentalement (Cole 1980). De même, la polyploïdisation transforme la nature des régulations de l'activité génétique et enzymatique de manière non prévisible (Dunbier et al. 1975, Mears 1980, Ardouin et al. 1987, Jay et al. 1989, 1991).

La polyploïdisation conduit donc à la création d'une nouvelle unité taxonomique qui diffère du diploïde par de nombreuses caractéristiques métaboliques qui interfèrent sur sa viabilité à court et à long terme (Levin 1983). Les conséquences écologiques de la polyploïdie et leur influence sur le maintien du polyploïde sont examinés dans le chapitre suivant.

2c – Conséquences chorologiques et écologiques de la polyploïdie

Les conséquences des effets nucléotypiques et génétiques, décrites ci-dessus, ont été largement invoquées pour expliquer le succès évolutif des polyploïdes. La production d'enzymes aux propriétés nouvelles augmenterait la capacité de coloniser de nouveaux milieux par rapport à ceux occupés par les diploïdes parentaux, en particulier des milieux marginaux ou des milieux plus extrêmes (Levin 1970, 1983, Jackson 1976, Lewis 1980a). L'accroissement de l'hétérozygoté augmenterait l'homéostasie physiologique et écologique. Intuitivement en effet, en vertu de leur flexibilité biochimique, les individus les plus hétérozygotes

devraient offrir un ajustement écologique plus fin à un gradient élargi de milieu (Mitton et Grant 1984, Govindaraju et Dancik 1987, Michaels et Bazzaz 1989, Bierzychudek 1989). Les polyploïdes auraient alors une capacité plus importante que les diploïdes à atténuer les effets de la variation environnementale et donc à maintenir une valeur sélective plus constante que les diploïdes en milieux hétérogènes.

Les premiers travaux pour évaluer les conséquences de la polyploïdie ont porté sur les distributions respectives des cytotypes. La présence d'une plus forte proportion de polyploïdes dans le nord de l'Europe que dans la partie moyenne et méridionale a été d'abord interprétée comme une plus grande tolérance des polyploïdes aux conditions climatiques difficiles (Tischler 1934). Tout en critiquant la méthode des pourcentages de polyploïdes, Favarger (1954, 1967) a montré au contraire que le taux de polyploïdes est beaucoup moins élevé à l'étage nival dans les Alpes qu'au sud du Groenland et du Spitzberg. En Alaska également, les régions climatiques les plus rudes ne sont pas associées à une proportion plus élevée de polyploïdes (Stebbins 1984).

La distribution actuelle des polyploïdes refléterait l'influence de facteurs historiques beaucoup plus qu'elle ne dépendrait des exigences écologiques actuelles des diploïdes et de leurs polyploïdes correspondants. Les polyploïdes auraient colonisés préférentiellement les territoires vierges au moment du retrait des glaciers (Favarger 1957). En outre, certains de ces polyploïdes seraient apparus suite aux contacts de différents taxons diploïdes apparentés qui se seraient hybridés avant de subir une polyploïdisation (Stebbins 1984).

Le fait que la polyploïdie (et en particulier l'autopolyploïdie) n'apporte pas en soi un avantage est également illustré par l'étude de la plasticité phénotypique. Ainsi, plusieurs études réalisées sur des espèces diploïdes montrent que la base génétique de la plasticité phénotypique est plus complexe qu'une simple relation entre homéostasie et hétérozygotité (voir Scheiner 1993). Les quelques études réalisées en conditions contrôlées sur des complexes allo- ou autopolyploïdes naturels ou sur des polyploïdes artificiels vont dans le même sens. Elles relèvent que la polyploïdisation ne s'accompagne pas d'une homéostasie plus importante des valeurs sélectives chez les polyploïdes que chez les diploïdes (Garbutt et Bazzaz 1983, McDonald et al. 1988, Bretagnolle 1993, Petit et al. 1996).

Il a été souvent considéré que les polyploïdes couvraient une aire plus étendue que les diploïdes. Dans certains cas, comme chez *Dactylis glomerata*, le polyploïde est en effet très répandu, alors que les diploïdes occupent des aires restreintes, situées en périphérie (Lumaret 1988b). Dans d'autres cas, la distribution du tétraploïde est plus restreinte que celle du diploïde (Küpfer 1974). Ceci est par exemple le cas chez *Anthoxanthum alpinum* Löve et Löve, dont le diploïde occupe un vaste territoire aux étages subalpins et alpins des montagnes eurasiatiques, du Japon aux Alpes et au Jura, ainsi qu'à des altitudes plus basses au nord de l'Europe. En revanche, l'aire du tétraploïde est cantonnée à la frange nord-ouest des Alpes, à la partie méridionale du Jura et au Massif Central (Felber 1986, 1988b). Favarger (1967), Küpfer (1974), Stebbins et Dawe (1987) ont d'ailleurs montré que les complexes polyploïdes offraient toutes les situations possibles, des polyploïdes endémiques de territoires très étroits aux polyploïdes holarctiques. Aucune généralisation n'est possible en raison de l'âge probablement très différent des polyploïdes (Favarger et Contandriopoulos 1961).

La polyploïdie peut avoir également des conséquences sur l'écologie des cytotypes. Là encore, toute une série de cas de figures ont été trouvés.

D'une manière générale, pour les complexes autopolyploïdes pyrénéo-alpiens, les exigences écologiques des taxons diploïdes et de leurs correspondants polyploïdes ne présentent pas de différence significative, tout au moins à l'échelle de leur distribution générale (Küpfer 1974). Des observations similaires ont été mentionnées soit à l'échelle de l'aire totale d'un complexe polyploïde (Baldwin 1941, Kay 1969), soit dans les territoires de sym-

patrie des différents cytotypes (Borrill et Lindner 1971, van Dijk et al. 1992). Une différenciation écologique peut cependant exister qui peut être globale (Fukuda 1967, Rothera et Davy 1986), ou limitée aux zones d'hybridation (Zohary et Nur 1959, Borrill et Lindner 1971, Lumaret et al. 1987, Jay et al. 1991, Felber-Girard et al. 1996). Dans bien des cas, l'analyse détaillée d'un complexe montre que la spécialisation écologique n'a pas suivi la polyploïdisation mais l'a précédée (Küpfer 1974).

Si l'on considère l'allopolyploïdie, la colonisation de nouveaux habitats a été observée en Grande-Bretagne pour *Spartina anglica* (Thompson 1991). Chez *Draba*, une amplitude écologique plus large a été trouvée pour les allopolyploïdes que pour les diploïdes (Brochmann et Elven 1992). Une différenciation écologique a été démontrée dans plusieurs zones de contact entre les cytotypes de *Ranunculus* sect. *Ranuncella*, qui inclut plusieurs allopolyploïdes (Vuille 1986). La ségrégation des habitats a été démontrée chez huit espèces d'*Antennaria* et leur allopolyploïde, *A. rosea* (Bayer et al. 1991). En outre, une ségrégation écologique, quoique incomplète, a été décrite pour des populations sympatriques des diploïdes *Cardamine rivularis* et *C. amara*, leur hybride triploïde (*C. insueta*) et l'hexaploïde dérivé (*C. Schultzii*) (Urbanska-Worytkiewicz et Landolt 1978, Urbanska et al. 1997).

Les approches expérimentales ont ainsi montré que les polyploïdes ne possédaient pas une plus grande homéostasie que les diploïdes. L'étude comparative des distributions et des exigences écologiques relatives des diploïdes et des polyploïdes montre aussi que les généralisations sont difficiles. La distribution actuelle des complexes polyploïdes reflète moins les conséquences directes de la polyploïdisation que les caractéristiques propres à chaque espèce, leur histoire génétique et paléobiogéographique. Elle peut cependant être remodelée par des interactions entre cytotypes (ce dernier point sera traité dans le § 3).

2d – Polyploïdie et système de reproduction

Plusieurs conséquences, au moins potentielles, de la polyploïdisation interfèrent sur les systèmes de reproduction et leur évolution. Elles portent sur la reproduction sexuée *versus* asexuée (apomixie ou parthénogenèse), la fertilité des polyploïdes et l'évolution vers l'auto-gamie.

Polyploïdie et apomixie

L'apomixie gamétophytique correspond à la formation d'un sac embryonnaire non réduit suivie du développement parthénogénétique de ce dernier. Il y a donc formation d'une graine sans fécondation. On parle plus généralement de parthénogenèse quand une femelle donne une descendance sans que ses œufs n'aient été fécondés.

Dans le règne animal, la polyploïdie et la parthénogenèse sont pratiquement toujours associées (Bullini 1985, Suomalainen et al. 1987). Chez les plantes, la relation n'est pas aussi nette. Même si l'immense majorité des végétaux apomictiques sont polyploïdes, quelques cas de diploïdes apomictiques ont été décrits. En revanche, la réciproque n'est pas vraie car la majorité des polyploïdes ne sont pas apomictiques et ont une reproduction sexuée (Böcher 1951, Nygren 1967, Weimarck 1967, Asker 1971, 1984, Grant 1981, Mogie 1986).

La plupart des polyploïdes apomictiques sont allopolyploïdes (Bierzchudek 1985) mais plusieurs cas d'autopolyploïdes apomictiques sont également connus (DeWet et Stalker 1974, Vuille et Küpfer 1985, Lumaret 1988a). De même, bien des taxons apomictiques sont tétraploïdes, mais des polyploïdes de degré plus élevés ont aussi été observés (Küpfer 1974, Nogler 1984b, Duckert-Henriod et Favarger 1987, Asker et Jerling 1992). Souvent, plusieurs polyploïdes apomictiques peuvent coexister chez la même espèce (voir Nogler 1984a, 1984b,

Urbanska 1984, 1985, Gadella 1987, Bierzychudek 1989, Bayer 1990, Bayer et al. 1991, Brochmann et al. 1992a, 1992b)

Les allopolyploïdes présentent souvent des anomalies méiotiques dues au défaut d'appariement (asyndèse) entre génomes hétérologues, d'où une baisse importante de leur fertilité, particulièrement élevées pour les individus à nombre impair (3, 5, 7) de génomes. L'apomixie devient dans de telles conditions un mode de reproduction avantageux et peut être considérée comme une échappatoire à la stérilité (Darlington 1939).

Chez les angiospermes, malgré la forte relation entre apomixie et polyploïdie, il ne semble pas que cette dernière soit responsable *per se* de l'apomixie. Le doublement des chromosomes par traitement à la colchicine d'un diploïde sexué n'a habituellement pas d'effet sur le mode de reproduction (Stebbins 1950, Hashemi et al. 1989).

Chez les angiospermes, l'apomixie est sous contrôle génétique (Nogler 1984a). Par exemple dans le complexe *Ranunculus auricomus*, l'aposporie est codée par un gène dominant (Nogler 1984a), qui entraîne la létalité gamétique à l'état homozygote. La polyploïdie serait alors un phénomène révélateur, mais aussi amplificateur de l'apomixie, dans la mesure où l'expression de l'apomixie subirait un effet de dosage génique (Norrman et al. 1989).

Dans de rares cas, cependant, la polyploïdisation provoque la perte des capacités apomictiques. Il en est ainsi dans le genre *Potentilla*, chez qui la polyploïdisation naturelle ou artificielle s'accompagne d'une restauration de la fertilité (Müntzing et Müntzing 1943, Håkansson 1946, Asker 1971).

D'une manière générale, dans un complexe apomictique, les parts respectives de la polyploïdie et de l'apomixie dans le déterminisme des caractères écologiques et chorologiques des différents taxons ne peuvent pas être distinguées. Toutefois, il semble que, contrairement aux polyploïdes dont la fréquence augmente avec la latitude mais pas avec l'altitude (Favarger 1957), les apomictiques peuvent soit être plus fréquents aux hautes et très hautes altitudes (Grant 1981, Bierzychudek 1985, Weider et al. 1987), soit ne présenter aucune différence notable par rapport à leur géniteur sexué (Küpfer 1974).

Les plantes apomictiques diplosporiques se sont affranchies des contraintes dues à la production de pollen et à la nécessité d'attirer les pollinisateurs. Il en est ressorti sans doute une grande capacité de colonisation, qui leur ont permis de recoloniser les surfaces dégagées par les glaciers plus rapidement que les individus sexués (Stebbins 1950, 1980). Il existe, en effet, une fréquence significativement plus élevée d'apomictiques dans les contrées autrefois glaciées (Asker et Jerling 1992). Il convient cependant de noter que beaucoup de complexes apomictiques aposporiques n'échappent pas aux exigences de la pollinisation, nécessaire à la production de l'albumen. Pourtant, là, les caractéristiques écologiques et chorologiques ne sont pas fondamentalement différentes de celles des complexes diplosporiques. Force est de conclure que les contraintes liées à la pollinisation ne constitue pas une composante déterminante des forces de sélection.

Dans certains cas, de véritables complexes d'espèces sexuées et asexuées englobant de nombreux degrés de polyploïdie, dont les espèces sexuelles diploïdes parentales, peuvent se créer. Ils ont reçu le nom de complexes polyploïdes ou agamiques (voir Stebbins 1950, 1971, Dobzhansky et al. 1977, Bayer 1987, 1990, Brochmann et al. 1992a, 1992b). L'existence de tels complexes est également observée dans le règne animal (Goldman et al. 1984, Bogart et Licht 1986, Weider 1987, Weider et al. 1987, Suomalainen et al. 1987).

Fertilité et évolution des systèmes de reproduction

Du point de vue de la reproduction, deux phénomènes importants accompagnent souvent la transition du degré diploïde au degré polyploïde: (1) une réduction de la fertilité et

(2) une augmentation du taux d'autogamie (Müntzing 1936, Stebbins 1950, 1971, Lewis 1980a).

Une baisse sensible des fertilités mâles et femelles accompagne souvent la polyploïdisation (voir Müntzing 1936, Stebbins 1950, DeWet 1971, Thompson et Lumaret 1992). Elle touche aussi bien les polyploïdes naturels que ceux obtenus par doublement somatique ou par polyploïdisation sexuelle (Pundir et al. 1983, Norrmann et al. 1989, Hashemi et al. 1989, Davis et al. 1990, van Dijk et van Delden 1990, Evans et Rahman 1990, Yen et Kimber 1990, Shore 1991a, Pringle et Murray 1992, Bretagnolle et Lumaret 1995).

La dépression de fertilité accompagnant la polyploïdisation est une conséquence de l'apparition ou de l'augmentation de la fréquence des anomalies d'appariement des chromosomes à la méiose et notamment de la formation de multivalents. On observe une bonne corrélation négative entre le degré de fertilité des hybrides F_1 et la fertilité des polyploïdes dérivés de ces hybrides (Stace 1993). Un hybride F_1 stérile produit généralement des allopolyploïdes fertiles. En revanche, plus l'hybride est fertile, plus ses différents génomes sont compatibles et plus les chromosomes auront tendance à s'associer en multivalents dans le polyploïde dérivé. La formation de multivalents chez un néopolyploïde affecte la fertilité qui peut cependant être restaurée après quelques générations de sélection. D'autres mécanismes tels qu'une absence de fertilisation des ovules ou des avortements post-zygotiques semblent également intervenir (Evans et Rahman 1990, Pringle et Murray 1992).

L'augmentation de la fréquence de l'autogamie avec la polyploïdisation est un phénomène connu de longue date dans le règne végétal (Müntzing 1936, Lewis 1943, Stebbins 1950, Marks 1966). Les mécanismes génétiques qui sont à l'origine de cette augmentation sont encore mal compris mais paraissent multiples et complexes (Thompson et Lumaret 1992).

Les facteurs génétiques influant sur l'augmentation de l'autocompatibilité consécutive à la polyploïdisation ont été examinés par Lewis (1943, 1947). La polyploïdisation modifie profondément les interactions entre les différents allèles des gènes S contrôlant l'incompatibilité. Si l'autoincompatibilité est totale et sous contrôle génétique direct, chez les diploïdes parentaux (incompatibilité gamétophytique contrôlée par un ou plusieurs locus), alors les autopolyploïdes seront fortement autoincompatibles. Inversement si l'autoincompatibilité est diffuse, on peut observer une forte augmentation de l'autofécondation chez les polyploïdes (Stebbins 1950, Jackson 1976).

Une étude plus récente, menée sur différentes espèces diploïdes de *Triticum* et leurs dérivés autotétraploïdes artificiels, montre que si l'espèce diploïde parentale est fortement autogame alors les tétraploïdes présentent une baisse de l'autofécondation. En revanche, si l'espèce diploïde est fortement, mais non exclusivement allogame, les dérivés tétraploïdes offrent une augmentation de l'autofécondation (Yen et Kimber 1990). L'augmentation de l'autofécondation avec la polyploïdisation est souvent plus forte dans le cas de polyploïdes obtenus par doublement somatique que par polyploïdisation sexuelle (Taylor et Wiseman 1987, Tofte et Smith 1989, Meglic et Smith 1992).

L'évolution vers l'autogamie associée à la polyploïdisation a été très étudiée chez *Turnera ulmifolia* (Barrett et Shore 1989). *T. ulmifolia* est un complexe autopolyploïde dans lequel les populations diploïdes et tétraploïdes sont distyles et autoincompatibles et les populations hexaploïdes (trois variétés géographiquement marginales) sont homostyles et auto-compatibles (Barrett et Shore 1987, Shore 1991a, 1991b). L'association hexaploïdie-homostylie est apparue de manière indépendante au moins trois fois, mais des expériences avec des hexaploïdes obtenus par des méthodes artificielles ont montré que l'hexaploïdisation n'induisait pas l'homostylie. Les recombinants homostyles hexaploïdes ont donc été sélectionnés.

tionnés dans les phases d'établissement et de colonisation de milieux inaccessibles aux allogames parce que pauvres en pollinisateurs (Barrett et Shore 1987).

L'évolution vers l'autogamie des polyploïdes issus de taxons diploïdes fortement allogames est favorisée si la dépression de consanguinité des polyploïdes est atténuée par rapport à celle observée chez les diploïdes. La dépression de consanguinité correspond à la baisse de la valeur sélective de la descendance issue d'autofécondation par rapport à la descendance issue d'allofécondation. L'augmentation de la dépression de consanguinité résulte de l'accumulation dans un génome d'allèles récessifs létaux, ou sublétaux (Lande et Schemske 1985). Chez les autopolyploïdes, du fait de la multiplication des copies du génome, l'évolution vers l'homozygotie, en régime d'autofécondation, est beaucoup plus lente que chez les diploïdes et les allèles délétères restent masqués plus facilement (cf. hypothèse du masquage des allèles délétères §2*b*). Les polyploïdes seraient donc moins sensibles à la dépression de consanguinité que les diploïdes (Lande et Schemske 1985, Bever et Felber 1992, Husband et Schemske 1997). Ces résultats obtenus sur la base de modèles théoriques ont été récemment confirmés en comparant l'amplitude de la dépression de consanguinité de populations diploïdes et autotétraploïdes chez *Epilobium angustifolium* (Husband et Schemske 1997).

L'évolution vers l'autogamie ou vers l'apomixie peut être fortement sélectionnée dans les premiers stades de colonisation des polyploïdes puisque cela permettra à des individus rares ou isolés de se reproduire. L'augmentation du taux d'autogamie ou l'apparition de l'apomixie dans les complexes polyploïdes, au lieu d'être une conséquence directe de la polyploïdisation, seraient alors plutôt une conséquence d'un régime de sélection très fort opérant dans les premiers stades de l'établissement des néopolyploïdes.

3 – Etablissement d'un polyploïde dans une population diploïde

Les conditions d'établissement d'un polyploïde peuvent être définies par trois types de démarches: l'observation de populations naturelles, en particulier des zones de contact entre diploïdes et tétraploïdes, l'utilisation de modèles mathématiques et les expérimentations.

Le succès d'un polyploïde naturel dépend de ses capacités à se maintenir au cours des générations. Il est acquis en deux phases indissociables: l'apparition du polyploïde et son établissement.

Apparition du polyploïde

Comme nous l'avons déjà discuté, le mode de formation des autopolyploïdes le plus fréquent est la polyploïdisation sexuée par l'intermédiaire de diplogamètes, alors que celui des allopolyploïdes est l'hybridation suivie de polyploïdisation.

A notre connaissance, aucune observation ne permet d'étudier la phase initiale de la formation d'un autopolyploïde. En effet, les zones de contact entre un diploïde et un autopolyploïde sont probablement secondaires. Elles caractérisent deux cytotypes qui ont évolué séparément, puis qui sont entrés en contact secondairement, suite à une modification de leurs aires respectives. Dans ces conditions, le cytotype autopolyploïde n'est pas issu directement du diploïde et les différences observées ne sont pas nécessairement dues à la polyploïdie, mais peuvent résulter d'une histoire évolutive différente.

Diverses expérimentations ont testé la compétitivité de diploïdes et de tétraploïdes obtenus par doublement à la colchicine. Elles ont montré le plus fréquemment un désavantage

du polyplœide (Sakai et Suzuki 1955, Sakai 1956, Sakai et Utiyamada 1957, Cavanah et Alexander 1963). Dans un autre exemple, aucune différence de compétitivité entre diploïde et polyplœide correspondant n'a été observée (Norrington-Davies et Hutto 1972). En revanche, Bouharmont et Macé (1972) mentionnent une meilleure compétitivité des polyplœides artificiels d'*Arabidopsis thaliana* dans des populations expérimentales comprenant à la mise en place de l'expérience 50% de diploïdes et 50% de tétraploïdes. Stebbins (1985) a tenté l'introduction de toute une série de polyplœides artificiels en nature et a observé l'établissement de certains d'entre eux sur une longue période. Il faut cependant relever qu'un polyplœide obtenu après doublement à la colchicine offre une diversité génétique et une fertilité plus faibles que celles d'un polyplœide obtenu selon le processus naturel, la polyploidisation sexuelle. Ceci explique probablement en partie le peu de succès des polyplœides induits.

A notre connaissance, la seule étude de compétition sur des polyplœides naturels a été réalisée par Maceira et al. (1989), sur le Dactyle. Les différences dans la croissance et dans la période de floraison, qui étaient observées lorsque les cytotypes étaient étudiés séparément, disparaissaient lorsque les espèces étaient cultivées en mélange.

Les évaluations théoriques ont porté sur l'influence de la production de diplogamètes sur l'établissement d'un polyplœide. Ainsi, lorsqu'un diploïde produit peu de diplogamètes dans une population de taille infinie, une petite proportion de tétraploïdes est maintenue. Au dessus d'un certain taux de diplogamètes, un polyplœide exclut le diploïde. Ce seuil dépend des degrés relatifs de viabilité et de fertilité du triploïde et du tétraploïde (Felber 1991, Felber et Bever 1997). Le taux de diplogamètes nécessaire à l'établissement du tétraploïde est d'environ 17% si les cytotypes possèdent les mêmes caractéristiques et que le triploïde est léthal. Ce seuil est de 6% si le tétraploïde est deux fois plus viable et deux fois plus fertile que le diploïde. Maillefer et Felber (en préparation) ont montré qu'en considérant une population de taille finie pendant plusieurs générations, la probabilité d'établissement de populations tétraploïdes augmentait alors que le nombre d'individus diminuait. Par conséquent, la production de diplogamètes par le diploïde induit la formation de néopolyploïdes, qui peuvent même évincer le diploïde lorsque leur taux est suffisant.

Contrairement au cas de l'autopolyploïdie, des zones de contact primaires ont été trouvées entre un allopolyploïde et ses géniteurs. C'est le cas par exemple de *Spartina anglica* qui est apparu voici un siècle en Angleterre, suite à l'introduction accidentelle d'une espèce américaine, *S. alternifolia*, qui s'est hybridée avec l'espèce indigène *S. maritima*. Ce néopolyploïde a envahi de nouveaux territoires (Thompson 1991). De même, des hybrides allohexaploïdes (*C. schultzei*) ont été découverts dans des populations sympatriques de *Cardamine rivularis* et *C. amara* diploïdes et leur hybride triploïde (*C. insueta*) (Urbanska-Worytkiewicz et Landolt 1978). Des hybrides triploïdes et pentaploïdes ont été détectés entre des diploïdes et un tétraploïde de *Ranunculus* sect. *Ranuncella* (Spach) Freyn (Vuille 1986). Enfin, des expériences ont montré que des allopolyploïdes artificiels étaient plus compétitifs que leurs parents diploïdes (Sakai et Suzuki 1955). En revanche, aucun modèle mathématique n'a porté sur les complexes allopolyploïdes. Ceci est probablement dû aux avantages évidents que possèdent les allopolyploïdes par rapport aux autopolyploïdes en ce qui concerne l'hétérozygoté et la fertilité en première génération.

Les facteurs favorisant l'établissement d'un polyplœide sont très contrastés entre auto- et allopolyploïdie. Plusieurs exemples illustrent clairement la formation récente d'un allopolyploïde, et son succès. En revanche, bien que de nombreux polyplœides se soient révélés autopolyploïdes, les mécanismes par lesquels ils ont pu s'établir sont moins évidents. Ils sont décrits ci-dessous en se fondant sur des considérations théoriques et sur des observations de zones de contact entre diploïdes et polyplœides.

Interactions compétitives

Les interactions compétitives ont été testées par Fowler et Levin (1984) qui ont montré que les conditions d'établissement d'un polypléide étaient très contraignantes, même lorsque le polypléide était plus compétitif que le diploïde. Ces résultats diffèrent de ceux de Rodriguez (1996a) qui, en utilisant un autre algorithme, trouve des conditions d'établissement moins drastiques.

Diminution des interactions entre les cytotypes – Effet du système de reproduction

Dans une population associant des diploïdes et des tétraploïdes allogames, la proportion d'un cytotype minoritaire va décroître progressivement si les hybrides triploïdes sont létaux. Ce principe de l'« exclusion du cytotype minoritaire », développé par Levin (1975), est corroboré par l'observation que la plupart des populations d'un complexe polypléide ne comprennent qu'un cytotype.

Les interactions reproductives entre diploïdes et polypléides constituent donc un des facteurs déterminants dans le maintien d'un polypléide dans une population mixte. Elles seront d'autant plus intenses que le régime de reproduction est allogame. La formation d'hybrides est donc réduite en cas d'autogamie, ce qui facilite la coexistence des cytotypes (Levin 1975), alors que l'apomixie induit un isolement reproductif presque complet, dans la diplosporie tout au moins. La modélisation des interactions entre un diploïde sexué et un triploïde apomictique est en cours (thèse de F. Calame). Une attention particulière est portée sur les conditions de coexistence des cytotypes. L'autogamie, comme certaines formes de l'apomixie, non seulement réduit ou évite les interactions entre cytotypes, mais permet également la fondation de nouvelles populations par un seul individu (cf. § 2d).

Décalage des périodes de floraison

Van Dijk et Bijlsma (1994) ont montré par simulation qu'un décalage des périodes de floraison du diploïde et du tétraploïde pouvait être sélectionné si l'hybride triploïde était stérile. Des décalages phénologiques ont été décrits de façons répétées dans les zones de contact (Borrill et Lindner 1971, Lumaret et Barrientos 1990, Bretagnolle et Thompson 1996, van Dijk 1991, Felber 1988b, 1994, Petit et al. 1997). Les données obtenues sur les polypléides de première génération chez le *Dactyle* tendent à montrer que la différenciation phénologique n'est pas une caractéristique de la polypléidisation elle-même, mais un caractère sélectionné. Tohill et Hacker (1976) suggèrent les mêmes conclusions pour le genre *Heteropogon*.

Isolement spatial

Le polypléide peut échapper au diploïde en occupant de nouvelles niches écologiques, ou des territoires libres. Un isolement spatial (parapatric ou allopatric) est souvent observé (cf. § 2c).

Caractéristiques biologiques

La plupart des modèles théoriques sont fondés sur la compétition entre cytotypes annuels, à l'exception de celui de Rodriguez (1996b) qui montre qu'un polypléide pérenne possède un avantage sur un polypléide annuel. En effet, une plante pérenne peut se maintenir pendant plusieurs années et tenter de se reproduire, ce qui peut compenser en partie une stérilité élevée.

Contraintes génétiques

Une nouvelle population polyploïde souffrira d'une diversité génétique faible. Ce désavantage évolutif pourra être compensé soit par la récurrence de la polyploidisation, soit par un flux de gènes du diploïde vers le polyploïde.

4 – L'évolution possible des polyploïdes: la diploïdisation

Les polyploïdes naturels montrent souvent moins de multivalents à la méiose que des tétraploïdes obtenus par doublement artificiel (par ex. Watanabe 1983). De plus, chez certains polyploïdes anciens, le comportement méiotique correspond à celui de véritables diploïdes, ce qui traduit que leur génome a subi un processus de diploïdisation. La dépression de fertilité accompagnant souvent la polyploïdisation, qui est liée aux troubles méiotiques engendrés par les multivalents, peut introduire une pression de sélection importante en faveur de la restauration de la fertilité par la diploïdisation progressive du génome.

Une sélection artificielle de plusieurs générations en faveur des individus ayant la plus forte fertilité, opérée sur des autotétraploïdes obtenus par doublement à la colchicine, peut se traduire par la sélection des individus ayant la plus forte fréquence de bivalents à la méiose (Hilpert 1957, Venkateswarlu et Rao 1976, Pal et Pandey 1982). Une telle sélection pourrait intervenir de manière efficace et rapide dans les populations naturelles et aboutir à une hérédité de type disomique.

L'appariement préférentiel des chromosomes en bivalents est une forme de diploïdisation. Chez les allopolyploïdes, la formation de bivalents à la méiose constitue la règle. Chez les autopolyploïdes, une sélection vers un comportement de type allopolyploïde peut intervenir (Bever et Felber 1992) par deux mécanismes, structural et génétique. D'une part, l'augmentation de la fréquence des bivalents peut résulter de la différenciation progressive des chromosomes qui perdront progressivement leurs homologies initiales. Les chromosomes auront tendance alors tendance à s'associer par degré de ressemblance (Pal et Pandey 1982). D'autre part, un déterminisme génétique gouvernant les appariements préférentiels de chromosomes a aussi été mis en évidence chez de nombreuses espèces allo- et autopolyploïdes (Ladizinsky 1973, Waines 1976, Watanabe 1983, Evans et Davies 1985, Doyle 1986) y compris chez des autotétraploïdes obtenus par doublement somatique (Diter et al. 1988, Yen et Kimber 1990).

Selon Waines (1976), l'appariement des chromosomes homologues est génétiquement contrôlé à l'état diploïde et constitue une barrière efficace à l'introgession. Ces mêmes systèmes pourraient se retrouver chez les polyploïdes où ils stabilisent la méiose en favorisant immédiatement l'appariement des chromosomes homologues et une transmission disomique. L'appariement de systèmes génétiques supprimeurs de la formation de multivalents pourrait aussi apparaître par mutation et/ou être fortement renforcé par la sélection.

La mise en dormance de certains gènes (*gene silencing*) est aussi un processus de diploïdisation qui opère de manière importante chez les polyploïdes (Ferris et Whitt 1977, Leipoldt et Schmidtke 1982, Leipoldt 1983, Leipoldt et Kellner 1984, Leipoldt et al. 1984, Werth et Windam 1991, Soltis et Soltis 1993). Elle peut être obtenue de plusieurs manières, en particulier par le défaut de transcription ou par la synthèse d'une protéine non fonctionnelle. Ce processus permettrait de sélectionner les allèles, les gènes ou les combinaisons intra- et intergéniques les plus adaptées tout en évitant les coûts et les interactions négatives que peut provoquer la synthèse d'autres systèmes enzymatiques. La «mise en dormance» de gènes peut

devenir si importante que les polyploïdes se comporteront, du point de vue génétique, comme des diploïdes. La mise en dormance de certains gènes ou de certains allèles peut agir de concert avec la ségrégation disomique.

La diploïdisation des polyploïdes est visiblement très active dans le règne végétal et dans certains complexes polyploïdes animaux. Le nombre élevé de chromosomes observés parmi les vertébrés supérieurs, y compris l'espèce humaine, attestent que des phases de polyplœidisation suivie de diploïdisation ont aussi été actives dans les stades précoces de l'évolution de ces phylums (Comings 1972, Sparrow et Nauman 1976, Leipoldt et Schmidtke 1982, Leipoldt 1983). De tels processus pourraient être liés à la colonisation des milieux terrestres (Szarski 1970).

Conclusions

Définie au début du siècle déjà, la polyplœidie apparaît aujourd'hui comme un des processus majeurs de l'évolution des plantes. Pourtant, elle suscite encore de nombreuses interrogations.

Parmi les processus intervenant à l'origine de la polyplœidie, ceux impliquant des diplogamètes ont profondément modifié les hypothèses qui prévalaient jusqu'au début des années 60. Non seulement les étapes initiales de la polyplœidisation mais aussi ses conséquences évolutives ont été mieux comprises.

La polyplœidie interfère sur la valeur adaptative d'un taxon par deux effets antagonistes liés à la multiplication des allèles. L'un apparaît comme un frein mis à l'évolution. Il tient à l'effet tampon exercé par les allèles dominants sur l'expression de nouveaux allèles mutants récessifs et une réponse plus lente à la sélection. L'autre, au contraire, confère quelques avantages immédiats au néopolyploïde. Il provient de l'effet additif qui sera d'autant plus important que le degré de polyplœidie sera plus élevé.

Beaucoup de phénomènes de polyplœidisation sont décrits comme la conséquence d'hybridations entre taxons offrant des degrés de parenté étroit (autopolyploïdisation) ou éloignés (allopolyplœidisation). Les hybridations elles-mêmes interviennent à la suite d'événements historiques (paléoclimatiques) ou contemporains (anthropiques), rompant l'isolement de populations. En revanche, les preuves que la polyplœidisation peut intervenir dans une population isolée manquent encore, soit que le phénomène est trop ancien, le polyplœide ayant complètement supplanté le diploïde, soit que le néopolyploïde a échappé à l'observation, le polyplœide étant très fortement minoritaire au sein d'une population diploïde. C'est pourtant cette situation, à ne pas confondre avec un sympatrisme secondaire, qui fournirait les conditions favorables pour évaluer les conséquences génétiques et écologiques d'une autopolyploïdisation.

Les effets directs de la polyplœidisation, la sélection subséquente et l'isolement plus ou moins fort entre géniteurs diploïdes et polyploïdes correspondants ont été étroitement associés au succès évolutif des complexes polyploïdes. Comme ces facteurs n'ont pas agi au même moment, leurs parts respectives dans le processus évolutif des polyploïdes restent difficiles à appréhender.

Les effets à long terme de la polyplœidie sont également difficiles à percevoir. L'itération du processus de polyplœidisation pourrait aussi conduire à une impasse évolutive. Les grands taxons primitifs offrant une majorité de représentants, sinon tous, polyploïdes (Pteridophytes, Magnoliacées, Euphorbiacées ligneuses par rapport aux Euphorbiacées herbacées, Araliacées par rapport aux Apiacées, etc.) donne du poids à une telle hypothèse. De même, chez des taxons plus récents tels *Saxifraga androsacea* et *Silene ciliata* (Küpfner 1974), dont les

valences atteignent des nombres très élevés, 20x ou plus, le poids de l'information nucléaire représente peut-être une tare évolutive.

La conclusion qui nous semble la plus prudente consiste à faire remarquer que la polyploïdisation autorise l'expression d'un ensemble de caractéristiques différentes et/ou nouvelles par rapports aux géniteurs (effets nucléotypiques et génétiques, apomixie... etc.) qui seront soumises à la sélection. Le succès du polyploïde dépendra alors des circonstances favorables ou défavorables qui accompagneront son établissement et qui seront intégrées dans son histoire évolutive au même titre que le bagage héréditaire fourni par le ou les géniteurs diploïdes. Dans d'autres cas, l'expérience de polyploïdisation se traduira par un échec évolutif.

Le Fonds National suisse de la Recherche Scientifique est remercié pour son soutien à François Bretagnolle (subside 31-49461) et François Calame (subside 31-43259).

Bibliographie

- Abbott R. 1992. Plant invasions, interspecific hybridization and the evolution of new plant taxa. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 401–405.
- Abbott R. et Lowe A. 1996. A review of hybridization and evolution in British *Senecio*. Dans: D. J. N. Hind et H. J. Beenje (eds.). *Compositae: Systematics. Proceedings of the international Compositae Conference, Kew, 1994*. Vol. 1: 679–689. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Albuzio A., Spettoli P. et Cacco G. 1978. Changes in gene expression from diploid to autotetraploid status of *Lycopersicon esculentum*. *Physiol. Plant.* 44: 77–80.
- Ardouin P., Jay M. et Lumaret R. 1987. Etude d'une situation de sympatrie entre diploïdes et tétraploïdes de *Dactylis glomerata* (Gramineae), sur la base du polymorphisme enzymatique et phénolique. *Can. J. Bot.* 65: 526–531.
- Arnold M. L. 1992. Natural hybridization as an evolutionary process. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 23: 237–261.
- Asker S. 1971. Apomixis and sexuality in the *Potentilla argentea* complex. III. Euploid and aneuploid derivative (including trisomics) of some apomictic biotypes. *Heredity*, 67: 111.
- Asker S. 1984. Apomixis and biosystematics. Dans: Grant W. F. (ed.). *Plant biosystematics*. Academic Press, Canada, 237–248.
- Asker S. et Jerling L. 1992. *Apomixis in plants*. CRC Press. Boca Raton.
- Ashton P. A. et Abbott R. J. 1992. Multiple origins and genetic diversity in the newly arisen allopolyploid species, *Senecio cambrensis* Rosser (Compositae). *Heredity* 68: 25–32.
- Averett J. H. 1980. Polyploidy in plant taxa: summary. Dans: Lewis W. H. (ed.). *Polyploidy, biological relevance*. Plenum Press, New York, 269–273.
- Baldwin J. T. 1941. Galax: the genus and its chromosomes. *J. Heredity* 32: 249–254.
- Barber H. N. 1970. Hybridization and the evolution of plants. *Taxon* 19: 154–166.
- Barrett S. C. H. et Shore J. S. 1987. Variation and evolution of breeding systems in the *Turnera ulmifolia* L. complex (Turneraceae). *Evolution* 4: 340–354.
- Bayer R. J. 1987. Evolution and phylogenetic relationships of the *Antennaria* (Asteraceae: Inuleae) polyploid agamic complexes. *Biol. Zent. Bl.* 106: 683–698.
- Bayer R. J. 1990. Investigations into the evolutionary history of the *Antennaria rosea* (Asteraceae: Inuleae) polyploid complex. *Plant Syst. Evol.* 169: 97–110.
- Bayer R. J. et Crawford D. J. 1986. Allozyme divergence among five diploid species of *Antennaria* (Asteraceae: Inuleae) and their allopolyploid derivatives. *Amer. J. Bot.* 73: 287–296.
- Bayer R. J., Purdy B. G. et Lebedyk D. G. 1991. Niche differentiation among eight sexual species of *Antennaria* Gaertner (Asteraceae: Inuleae) and *A. rosea*, their allopolyploid derivative. *Evolutionary Trends in Plants* 5: 109–123.
- Beaton M. J. et Hebert P. D. N. 1988. Geographical parthenogenesis and polyploidy in *Daphnia pulex*. *Amer. Nat.* 132: 837–845.
- Beaumont A. R. et Fairbrother J. E. 1991. Ploidy manipulation in molluscan shellfish: a review. *J. of Shellfish Res.* 10: 1–18.

- Bennett M. D. 1972. Nuclear DNA content and minimum generation time in herbaceous plants. *Proc. R. Soc. Lond.* 181: 109–135.
- Bennett M. D. 1976. DNA amount, latitude, and crop plant distribution. *Env. Exp. Bot.* 16: 93–108.
- Bennett M. D. 1987. Variation in genome form in plants and its ecological implications. *New Phytol.* 106: 177–200.
- Bennett M. D. 1995. The development and use of genomic in situ hybridization (GISH) as a new tool in plant biosystematics. Dans: Brandham P. E. et Bennett M. D. (eds.). *Kew Chromosome Conference IV*, Royal Botanic Gardens, Kew, 167–183.
- Berdahl J. D. et Barker R. E. 1991. Characterization of autotetraploid russian wildrye produced with nitrous oxide. *Crop Sci.* 31: 1153–1155.
- Bever J. D. et Felber F. 1992. The theoretical population genetics of autopolyploidy. *Ox. Surv. Evol. Biol.* 8: 185–217.
- Bever J. D. et Felber F. soumis. Genetics of a polyploid complex: allelic selection and the relative fitness of tetraploids.
- Bierzuchudek P. 1985. Patterns in plant parthenogenesis. *Experientia*, 41: 1255.
- Bierzuchudek P. 1989. Environmental sensitivity of sexual and apomictic *Antennaria*: do apomictic have general-purpose genotypes? *Evolution* 43: 1456–1466.
- Bingham, E. T. 1980. Maximizing heterozygosity in autopolyploids. Dans: Lewis W. H. (ed.). *Polyploidy, biological relevance*, Plenum Press, New York, 471–490.
- Böcher T. W., 1951. Cytological and embryological studies in the amphiapomictic *Arabis holboellii* complex. *K. Dan. Vidensk. Selsk. Biol. Skr.*, 6: 1.
- Bogart J. P. 1980. Evolutionary significance of polyploidy in amphibians and reptiles. In *Polyploidy: biological relevance* (Lewis, W. H., Ed.). Plenum Press, pp. 341–378.
- Bogart J. P. et Licht L. E. 1986. Reproduction and the origin of polyploids in hybrid salamanders of the genus *Ambystoma*. *Can. J. Genet. Cytol.* 28: 605–617.
- Borrill M. et Lindner R. 1971. Diploid-tetraploid sympatry in *Dactylis* (Gramineae). *New Phytol.* 70: 1111–1124.
- Bouharmont J. et Macé F. 1972. Valeur compétitive des plantes autotétraploïdes d'*Arabidopsis thaliana*. *Can. J. Genet. Cytol.* 14: 257–263.
- Bretagnolle F. 1993. Etude de quelques aspects des mécanismes de la polyploïdisation et de ses conséquences évolutives dans le complexe polyplôïde du dactyle (*Dactylis glomerata* L.). Thèse, Université de Paris XI – Orsay. Paris.
- Bretagnolle F. et Lumaret R. 1995. Bilateral polyploidization in *Dactylis glomerata*, L. ssp *Lusitanica*: occurrence, morphological and genetic characteristics of first polyploids. *Euphytica* 84: 197–207.
- Bretagnolle F. et Thompson J. D. 1995. Gametes with the somatic chromosome number: mechanism of their formation and role in the evolution of autopolyploid plants. *Tansley Review* 78. *New Phytol.* 129: 1–22.
- Bretagnolle F. et Thompson J. D. 1996. An experimental study of ecological differences in winter growth between sympatric diploid and autotetraploid *Dactylis glomerata*. *J. Ecol.* 84: 343–351.
- Briggs D. et Walters S. M. 1984. *Plant variation and evolution*. Cambridge University Press.
- Britton D. M. 1984. Biosystematic studies on pteridophytes in Canada: progress and problems. Dans: *Plant biosystematics*. W. F. Grant (ed.). Academic Press, Canada, 519–542.
- Brochmann C. et Elven R. 1992. Ecological and genetic consequences of polyploidy in arctic *Draba* (Brassicaceae). *Evolutionary Trends in Plants* 6: 111–124.
- Brochmann C., Soltis P. S. et Soltis D. E. 1992a. Recurrent formation and polyphyly of nordic polyploids in *Draba* (Brassicaceae). *Am. J. Bot.* 79: 673–688.
- Brochmann C., Stedje B. et Borgen L. 1992b. Gene flow across ploidal levels in *Draba* (Brassicaceae). *Evolutionary Trends in Plants* 6: 125–134.
- Bullini L. 1985. Speciation by hybridization in animals. *Boll. Zool.* 52: 121–137.
- Butterfass T. 1989. Nuclear control of plastid division. Dans: Boffey S. A. et Llyod D. (eds.). *The division and segregation of organelles*. SEB Series. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK 21–38.
- Cavanah J. A. et D. E. Alexander. 1963. Survival of tetraploid maize in mixed 2N–4N plantings. *Crop Sci.* 3: 329–331.
- Chattopadhyay D. et Sharma A. K. 1991. Sex determination in dioecious species of plants. *Feddes Repert.* 102: 29–55.

- Ceccarelli M., Falistocco E. et Cionini P. G. 1992. Variation of genome size and organization within hexaploid *Festuca arundinacea*. *Theor. Appl. Genet.* 83: 273–278.
- Cole C. J. 1980. Newly attained polyploidy and/or clonal reproduction in animals: the brink of extinction, or threshold to new frontiers? Dans: Lewis W. H. (ed.). *Polyploidy, biological relevance*. Plenum Press, New York, 539–542.
- Comings D. E. 1972. Evidence for ancient tetraploidy and conservation of linkage groups in mammalian chromosomes. *Nature* 238: 455–457.
- Crosby M. R. 1980. Polyploidy in bryophytes with special emphasis on mosses. Dans: Lewis W. H. (ed.). *Polyploidy, biological relevance*. Plenum Press, New York, 193–198.
- Darlington C. D. 1937. *Recent advances in cytology*. Philadelphia: Blackston's Son and Co. Inc.
- Darlington C. D. 1939. *The evolution of genetic systems*. Cambridge University Press, London.
- Darlington C. D. 1956. *Chromosome botany and the origins of cultivated plants*. George Allen et Unwin Ltd., London.
- Darlington C. D. 1965. *Cytology*. Churchill, London.
- Davis T. M., Matthews L. J. et Fagerberg W. R. 1990. Comparison of tetraploid and single gene-induced gigas variants in chickpea (*Cicer arietinum*). I. Origin and genetic characterization. *Amer. J. Bot.* 77: 295–299.
- Dawkins R. 1976. *The selfish gene*. Oxford. Univ. Press.
- Delevoryas T. 1980. Polyploidy in gymnosperms. Dans: Lewis W. H. (ed.). *Polyploidy, biological relevance*. Plenum Press, New York, 215–218.
- DeWet J. M. J. 1971. Polyploidy and evolution in plants. *Taxon* 20: 29–35.
- DeWet J. M. J. 1980. Origins of polyploids. Dans: Lewis W. H. (ed.). *Polyploidy, biological relevance*. Plenum Press, New York, 3–16.
- DeWet J. M. J. 1986. Hybridization and polyploidy in the Poaceae. Dans: Soderstrom T. R., Hilu K. W., Campbell C. S., et Barkworth M. E. (eds.). *Grass systematics and evolution*. Smithsonian Inst. Press, Washington D.D, 188–194.
- DeWet J. M. J. et Stalker H. T. 1974. Gametophytic apomixis and evolution in plants. *Taxon* 23: 689–697.
- Dhawan O. P. et Lavania U. C. 1996. Enhancing the productivity of secondary metabolites via induced polyploidy: a review. *Euphytica* 87: 81–89.
- van Dijk P. 1991. *Evolutionary aspects of polyploidy in Plantago media L.* Ph. D. Thesis, University of Groningen.
- van Dijk P. et Bijlsma R. 1994. Simulations of flowering time displacement between two cytotypes that form inviable hybrids. *Heredity* 72: 522–535.
- van Dijk P. et van Delden W. 1990. Evidence for autotetraploidy in *Plantago media* and comparisons between natural and artificial cytotypes concerning cell size and fertility. *Heredity* 65: 344–357.
- van Dijk P., Hartog M. et van Delden W. 1992. Single cytotype areas in autopolyploid *Plantago media* L. *Biol. J. Linn. Soc.* 46: 315–332.
- van Dijk P. et Bakx-Schotman T. 1997. Chloroplast DNA phylogeography and cytotype geography in autopolyploid *Plantago media*. *Molecular Ecology* 6: 345–352.
- Diter A., Guyomard R. et Chourrout, D. 1988. Gene segregation in induced tetraploid rainbow trout: genetic evidence of preferential pairing of homologous chromosomes. *Genome* 30: 547–553.
- Dobzhansky T., Ayala. F. J., Stebbins G. L. et Valentine J. W. 1977. *Evolution*. W. H. Freeman and Company, San Francisco.
- Doolittle W. F. et Sapienza C. 1980. Selfish genes, the phenotype paradigm and genome evolution. *Nature* 284: 601–603.
- Doyle G. G. 1986. The allotetraploidization of maize. 4. Cytological and genetic evidence indicative of substantial progress. *Theor. Appl. Genet.* 71: 585–594.
- Duckert-Henriod M. M. et Favarger C. 1987. Contribution à la cytotaxonomie et à la cytogéographie des *Poa* (Poaceae = Gramineae) de la Suisse (Index des nombres chromosomiques des Spermatoxytes de la Suisse: II Poaceae, Genre *Poa*). Mémoires de la Société Hélivétique des Sciences Naturelles, vol. 100. Birkhäuser Verlag, Basel, Boston.
- Dufresne F. et Hebert P. D. N. 1994. Hybridization and the origin of polyploidy. *Proc. R. Soc. Lond. B* 258: 141–146.
- Dunbier M. W., Eskew D. L., Bingham E. T. et Schrader L. E. 1975. Performance of genetically comparable diploid and tetraploid alfalfa: agronomic and physiological parameters. *Crop Sci.* 15: 211–214.

- Ehrendorfer F. 1980. Polyploidy and distribution. Dans: Lewis W. H. (ed.). Polyploidy, biological relevance. Plenum Press, New York, 45–60.
- Endler J. A. 1986. Natural selection in the wild. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- Evans G. M. et Davies E. W. 1985. The genetics of meiotic chromosome pairing in *Lolium temulentum* × *Lolium perenne* tetraploids. Theor. Appl. Genet. 71: 185–192.
- Evans G. M. et Rahman M. M. 1990. The basis of low grain yield and infertility in autotetraploid barley (*Hordeum vulgare*). Heredity 64: 305–313.
- Fagerberg W. R., Davis T. M. et Matthews L. J. 1990. Comparison of tetraploid and single gene-induced gigas variants in chickpea (*Cicer arietinum*). II. Morphological and anatomical leaf characters. Amer. J. Bot. 77: 300–304.
- Favarger C. 1957. Sur le pourcentage de polyploïdes dans la flore de l'étage nival des Alpes suisses. C. R. VIII Congr. Int. Botanique, Paris. Sect., 9–10, 51–53.
- Favarger C. 1967. Cytologie et distribution des plantes. Biol. Rev. 42: 163–206.
- Favarger C. 1984. Cytogeography and biosystematics. Dans: Grant W. F. (ed.). Plant biosystematics. Academic Press, Canada, 453–476.
- Favarger C. et Contandriopoulos J. 1961. Essai sur l'endémisme. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 71: 384–408.
- Felber F. 1986. Distribution des cytodèmes d'*Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. en Suisse. Les relations Alpes-Jura. Bot. Helv. 96: 145–158.
- Felber F. 1988a. Distribution des cytodèmes d'*Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. en France et dans les régions limitrophes. Bull. Soc. Bot. Fr. 135, Lettres Bot.: 281–293.
- Felber F. 1988b. Phénologie de la floraison de populations diploïdes et tétraploïdes d'*Anthoxanthum alpinum* et d'*Anthoxanthum odoratum*. Can. J. Bot. 66: 2258–2264.
- Felber F. 1991. Establishment of a tetraploid cytotype in a diploid population: effect of relative fitness of the cytotypes. J. Evol. Biol. 4: 195–207.
- Felber F. 1994. Evaluation de la stabilité d'une zone de contact entre *Anthoxanthum alpinum* A. et D. Löve diploïde et *A. alpinum* tétraploïde. Résultats préliminaires. Ecologie et biogéographie alpines – La Thuile, 2–6 septembre 1990. Rev. Valdôtaine Hist. Nat. Supplément au n°48: 191–200, 1994.
- Felber F. et J. Bever. 1997. Effect of triploid fitness on the coexistence of diploids and tetraploids. Biological Journal of the Linnean Society 60: 95–106.
- Felber-Girard F., F. Felber et A. Buttler. 1996. Habitat differentiation in a narrow hybrid zone between diploid and tetraploid *Anthoxanthum alpinum*. New Phytologist 133: 531–540.
- Ferris S. D. et Whitt G. S. 1977. Loss of duplicate gene expression after polyploidization. Nature 265: 258–260.
- Fowler N. L. et Levin D. A. 1984. Ecological constraints on the establishment of a novel polyploid in competition with its diploid progenitor. Amer. Nat. 124: 703–711.
- Fukuda I. 1967. The biosystematics of *Achlys*. Taxon 16: 308–316.
- Gadella T. W. J. 1987. Sexual tetraploid and apomictic pentaploid populations of *Hieracium pilosella* (Compositae). Plant Syst. Evol. 157: 219–245.
- Gadella T. W. J. 1991. Variation, hybridization and reproductive biology of *Hieracium pilosella* L. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch 94: 455–488.
- Garbutt K. et Bazzaz F. A. 1983. Leaf demography, flower production and biomass of diploid and tetraploid populations of *Phlox drummondii* Hook. on a soil moisture gradient. New Phytol. 93: 129–141.
- Gilles N. 1939. The effect of dehydration on microsporogenesis in *Tradescantia*. Amer. J. Bot. 26: 334–339.
- Goldblatt P. 1980. Polyploidy in angiosperms: monocotyledons. Dans: Lewis W. H. (ed.). Polyploidy, biological relevance. Plenum Press, New York, 219–240.
- Goldman M. A. et LoVerde P. T. 1983. Hybrid origin of polyploidy in freshwater snails of the genus *Bulinus* (Mollusca: Planorbidae). Evolution 37: 592–600.
- Goldman M. A., LoVerde P. T., Chrisman C.L et Franklin D. A. 1984. Chromosomal evolution in planorbid snails of the genera *Bulinus* and *Biomphalaria*. Malacologia 25: 427–446.
- Gottschalk W. 1985. Polyploidy and its role in the evolution of higher plants. Advances in chromosome and cell genetics. Oxford et IBH Publishing Co., 1–43.
- Govindaraju. D. R. et Dancik B. P. 1987. Allozyme heterozygosity and homeostasis in germinating seeds of jack pine. Heredity 59: 279–283.

- Govindaraju D. R. et Cullis C. A. 1991. Modulation of genome size in plants: The influence of breeding systems and neighbourhood size. *Evolutionary trends in plants* 5: 43–51.
- Grant V. 1952. Cytogenetics of the hybrid *Gilia millefoliata* × *achilleaefolia*. I. Variations in meiosis and polyploidy rate as affected by nutritional and genetic conditions. *Chromosoma* 5: 372–390.
- Grant V. 1981. *Plant speciation*. Columbia Univ. Press., New York.
- Gray A. J., Marshall D. F. et Raybould A. F. 1991. A century of evolution in *Spartina anglica*. *Adv. Ecol. Res.* 21: 1–62.
- Greenlee J. K., Rai K. S. et Floyd A. D. 1984. Intraspecific variation in nuclear DNA content in *Collinsia verna* Nutt. (Scrophulariaceae). *Heredity* 52: 235–242.
- Grime J. P. et Mowforth M. A. 1982. Variation in genome size – an ecological interpretation. *Nature* 299: 151–163.
- Grime J. P., Shacklock J. M.L. et Band S. R. 1985. Nuclear DNA contents, shoot phenology and species co-existence in a limestone grassland community. *New Phytol.* 100: 435–445.
- Guenegou M. C., Citharel J. et Levasseur J. E. 1988. The hybrid status of *Spartina anglica* (Poaceae). Enzymatic analysis of the species and of the presumed parents. *Can. J. Bot.* 66: 1830–1833.
- Hahn S. K., Bai K. V. et Asiedu R. 1990. Tetraploids, triploids, and 2n pollen from diploid interspecific crosses with cassava. *Theor Appl. Genet.* 79: 433–439.
- Harlan J. R. et DeWet J. M. J. 1975. On Ö Winge and a prayer: the origins of polyploidy. *Bot. Rev.* 41: 361–390.
- Håkansson A. 1946. Untersuchungen über die Embryologie einiger *Potentilla*-Formen. *Lunds Univ. Årsskr. N.F. Avd. 2*, 42: 1.
- Hashemi A., Estilai A. et Waines J. G. 1989. Cytogenetics and reproductive behavior of induced and natural tetraploid guayule (*Parthenium argentatum* Gray). *Genome* 32: 1100–1104.
- Hermesen J. G. T. 1984. Nature, evolution, and breeding of polyploids. *Iowa State J. Res.* 58: 411–420.
- Hill R. R. 1971. Selection in autotetraploids. *Theor. Appl. Genet.* 41: 181–186.
- Hilpert G. 1957. Effect of selection for meiotic behaviour in autotetraploid rye. *Hereditas* 43: 318–322.
- Ho I. et Rayburn A. L. 1991. The relationship between chloroplast number and genome size in *Zea mays* ssp. *mays*. *Plant Science* 74: 255–260.
- Hooglander N., Lumaret R. et Bos M. 1993. Inter-intraspecific variation of chloroplast DNA of european *Plantago* spp. *Heredity* 70: 322–334.
- Humbert-Droz C. et Felber F. 1992. Etude biométrique des stomates et des grains de pollen comme indicateurs du degré de polyploidie chez *Anthoxanthum alpinum* Löve & Löve. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 115: 31–45.
- Husband B. C. et Schemske D. W. 1997. The effect of inbreeding in diploid and tetraploid populations of *Epilobium angustifolium* (*Onagraceae*): implication for the genetic basis of inbreeding depression. *Evolution* 51: 737–746.
- Jackson R. C. 1976. Evolution and systematic significance of polyploidy. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7: 209–234.
- Jackson R. C. 1982. Polyploidy and diploidy: new perspectives on chromosome pairing and its evolutionary implications. *Amer. J. Bot.* 69: 1512–1523.
- Jackson R. C. 1984. Chromosome pairing in species and hybrids. In *Plant biosystematics*. W. F. Grant (ed.). Academic Press, Canada, pp. 67–86.
- Jay M., Fiasson J. L., Lumaret R. et Ardouin P. 1989. Tetraploidy and habitat differentiation reflected by flavonoid patterns in *Dactylis glomerata* from Galicia (Spain). *Bioch. Syst. Ecol.* 17: 283–285.
- Jay M., Reynaud J., Blaise S. et Cartier D. 1991. Evolution and differentiation of *Lotus corniculatus*/*Lotus alpinus* populations from french south-western Alps. III. Conclusions. *Evolutionary Trends in Plants* 5: 157–160.
- Jellings A. J. et Leech R. M. 1984. Anatomical variation in first leaves of nine *Triticum* genotypes, and its relationship to photosynthetic capacity. *New Phytol.* 96: 371–382.
- Karpechenko G. D. 1927. The production of polyploid gametes in hybrids. *Hereditas* 9: 349–368.
- Kay Q. O. N. 1969. The origin and distribution of diploid and tetraploid *Tripleurospermum inodorum* (L.) Schultz Bip. *Watsonia* 7: 30–141.
- Kihara H. et Ohno T. 1926. Chromosomenzahlen und systematische Gruppierung der *Rumex*-Arten. *Zeitschr. f. Zellforsch. Mikro. Anat.* 4: 475–481.
- Kobel H. R. et Du Pasquier L. 1986. Genetics of polyploid *Xenopus*. *Trends in Genetics* 310–315.

- Kostoff D. et Kendall J. 1929. Irregular meiosis in *Lycium halimifolium* Mill. produced by gall mites (Eriophyes). *J. Genet.* 21: 113–115.
- Krebs S. L. et Hancock J. F. 1989. Tetrasomic inheritance of isoenzyme markers in the highbush blueberry, *Vaccinium corymbosum* L. *Heredity* 63: 11–18.
- Küpfer Ph. 1974. Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées. *Boissiera* 23: 1–322.
- Labani R. M. et Elkington T. T. 1987. Nuclear DNA variation in the genus *Allium* L. (Liliaceae). *Heredity* 59: 119–128.
- Ladizinsky G. 1973. Genetic control of bivalent pairing in the *Avena strigosa* polyploid complex. *Chromosoma* 42: 105–110.
- Lande R. et Schemske D. W. 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic models. *Evolution* 39: 24–40.
- Leipoldt M. 1983. Towards an understanding of the molecular mechanisms regulating gene expression during diploidization in phylogenetically polyploid lower vertebrates. *Hum. Genet.* 65: 11–18.
- Leipoldt M. et Kellner M. 1984. Ribosomal RNA structure in the diploid and phylogenetically polyploid amphibian species *Hyla* and *Odontophrynus*. *Comp. Biochem. Physiol.* 79: 181–185.
- Leipoldt M., Kellner H. G. et Stark S. 1984. Comparative analysis of ribosomal RNA in various fish and other vertebrate species: hidden breaks and ribosomal function in phylogenetically tetraploid species of cyprinidae. *Comp. Biochem. Physiol.* 77: 769–777.
- Levin D. A. 1970. Hybridization and evolution – A discussion. *Taxon* 19: 167–170.
- Levin D. A. 1975. Minority cytotype exclusion in local plant populations. *Taxon* 24: 35–43.
- Levin D. A. 1983. Polyploidy and novelty in flowering plants. *Amer. Nat.* 122: 1–25.
- Lewis D. 1943. Physiology of incompatibility in plants. III. Autopolyploids. *J. Genet.* 45: 171–185.
- Lewis D. 1947. Competition and dominance of incompatibility alleles in diploid pollen. *Heredity* 1: 85–108.
- Lewis W. H. 1976. Temporal adaptation correlated with ploidy in *Claytonia virginica*. *Syst. Bot.* 1: 340–347.
- Lewis W. H. 1980a. Polyploidy in species populations. Dans: Lewis W. H. (ed.). *Polyploidy, biological relevance*. Plenum Press, New York, 103–144.
- Lewis W. H. 1980b. Polyploidy in angiosperms: dicotyledons. Dans WH Lewis, Ed. *Polyploidy: biological relevance*. Plenum Press. New York, pp. 241–268.
- Licht L. E. et Bogart J. P. 1987. Comparative size of epidermal cell nuclei from shed skin of diploid, triploid and tetraploid salamanders (Genus *Ambystoma*). *Copeia* 2: 284–290.
- Licht L. E. et Bogart J. P. 1989. Embryonic development and temperature tolerance in diploid and polyploid salamanders (Genus *Ambystoma*). *Am. Midl. Nat.* 122: 401–407.
- Licht L. E. et Bogart J. P. 1990. Comparative rates of oxygen consumption and water loss in diploid and polyploid salamanders (Genus *Ambystoma*). *Comp. Biochem. Physiol.* 97: 569–572.
- Leipoldt M. et Schmidtke J. 1982. Gene expression in phylogenetically polyploid organisms. Dans G. A. Dover, et R. B. Flavell Eds. *Genome evolution*. Academic Press, London, pp. 219–236.
- Licht L. E. et Lowcock L. A. 1991. Genome size and metabolic rate in salamanders. *Comp. Biochem. Physiol.* 100B: 83–92.
- Lokki J. et Saura A. 1980. Polyploidy in insect evolution. Dans: Lewis W. H. (ed.). *Polyploidy, biological relevance*. Plenum Press, New York, 277–312.
- Lokki J., Suomalainen E., Saura A. et Lankinen P. 1975. Genetic polymorphism and evolution in parthenogenetic animals. II. Diploid and polyploid *Solenobia triquetrella* (Lepidoptera: Psychidae). *Genetics* 79: 513–525.
- Löve Á. 1964. The biological species concept and its evolutionary structure. *Taxon* 13: 33–45.
- Lumaret R. 1988a. Adaptive strategies and ploidy levels. *Acta Oecologica Oecol. Plant.* 9: 83–93.
- Lumaret R. 1988b. Cytology, genetics, and evolution in the genus *Dactylis*. *CRC Critical Review in Plant Science* 7: 55–91.
- Lumaret R. et Barrientos E. 1990. Phylogenetic relationships and gene flow between sympatric diploid and tetraploid plants of *Dactylis glomerata* (Gramineae). *Pl. Syst. Evol.* 169: 81–96.
- Lumaret R., Guillerm J. L., Delay J., Ait Lhay Loufti A., Izco J. et Jay M. 1987. Polyploidy and habitat differentiation in *Dactylis glomerata*, L. from Galicia (Spain). *Oecologia* 73: 436–446.
- Lumaret R., Bowman C. M. et Dyer T. A. 1989. Autopolyploidy in *Dactylis glomerata* L.: further evidence from studies of chloroplast DNA variation. *Theor. Appl. Genet.* 78: 393–399.

- Maceira N., Jacquard P. et Lumaret R. 1989. Ploidy level and competitive response in *Dactylis glomerata* L. XVI International Grassland Congress, Nice, France: 245–246.
- McCoy T. J. et Rowe D. E. 1986. Single cross alfalfa (*Medicago sativa* L.) hybrids produced via $2n$ gametes and somatic chromosome doubling: experimental and theoretical comparisons. *Theor. Appl. Genet.* 72: 80–83.
- McDonald S. E., Chinnappa C. C. et Reid D. M. 1988. Evolution of the phenotypic plasticity in the *Stellaria longipes* complex: comparisons among cytotypes and habitats. *Evolution* 42: 1036–1046.
- McGillivray C. W. et Grime J. P. 1995. Genome size predicts frost resistance in British herbaceous plants: implications for rates of vegetation response to global warming. *Functional Ecology* 9: 320–325.
- McHale N. A. 1983. Environmental induction of high frequency $2n$ pollen formation in diploid *Solanum*. *Can. J. Genet. Cytol.* 25: 609–615.
- McKey J. 1970. Significance of mating systems for chromosomes and gametes in polyploids. *Hereditas* 66: 165–176.
- McMurphy L. M. et Rayburn A. L. 1992. Chromosomal and cell size analysis of cold tolerant maize. *Theor. Appl. Genet.* 84: 798–802.
- Marks G. E. 1966. The origin and significance of intraspecific polyploidy: experimental evidence from *Solanum chacoense*. *Evolution* 20: 552–557.
- Martens P. M., Curini-Galletti M. C. et Van Oostveldt P. 1989. Polyploidy in *Proseriata* (Platyhelminthes) and its phylogenetical implications. *Evolution* 43: 900–907.
- Mears J. A. 1980. Chemistry of polyploids: a summary with comments on *Parthenium* (Asteraceae-Ambrosiinae). Dans: WH Lewis, (ed). *Polyploidy: biological relevance*. Plenum Press, New York, pp 77–101.
- Meglic V. et Smith R. R. 1992. Self-incompatibility and seed set in colchicine, nitrous oxide, and sexually derived tetraploid red clover. *Crop Sci.* 32: 1133–1137.
- Michaels H. J. et Bazzaz F. A. 1989. Individual and population responses of sexual and apomictic plants to environmental gradients. *Amer. Nat.* 134: 190–207.
- Misset M. T. et Gourret J. P. 1996. Flow cytometric analysis of the different ploidy levels observed in the genus *Ulex* L. Faboideae-Genisteae in Brittany (France). *Botanica Acta* 109: 72–79.
- Mitton J. B. et Grant M. C. 1984. Associations among protein heterozygosity, growth rate, and developmental homeostasis. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 479–499.
- Mogie, M., 1986. On the relationship between asexual reproduction and polyploidy. *J. Theor. Biol.* 122: 493–498.
- Mogie M. 1988. A model for the evolution and control of generative apomixis. *Biol. J. Linn. Soc.* 35: 127–153.
- Moody M. E., Mueller L. D. et D. E. Soltis. 1993. Genetic variation and random drift in autotetraploid populations. *Genetics* 134: 649–657.
- Moore P. D. 1985. Nuclear DNA content as a guide to plant growth rate. *Nature* 318: 412–413.
- Mowforth M. A. et Grime J. P. 1989. Intra-population variation in nuclear DNA amount, cell size and growth rate in *Poa annua* L. *Functional Ecology* 3: 289–295.
- Muller H. J. 1925. Why polyploidy is rarer in animal than in plants. *Am. Nat.* 59: 346–353.
- Müntzing A. 1936. The evolutionary significance of autopolyploidy. *Hereditas* 21: 236–378.
- Müntzing A. et Müntzing G. 1943. Spontaneous changes in chromosome number in apomictic *Potentilla colina*. *Hereditas*, 29: 451.
- Murin A. 1976. Polyploidy and mitotic cycle. *Nucleus* 19: 192–195.
- Narayan R. K. J. 1988. Evolutionary significance of DNA variation in plants. *Evol. Trends in Plants* 2: 121–130.
- Ness B. D., Soltis D. E. et Soltis P. S. 1989. Autopolyploidy in *Heuchera micrantha* (Saxifragaceae). *Amer. J. Bot.* 76: 614–626.
- Nichols H. W. 1980. Polyploidy in Algae. Dans: Lewis W. H. (ed.). *Polyploidy, biological relevance*. Plenum Press, New York, 151–162.
- Nogler G. A. 1984a. Gametophytic apomixis. Dans: Johri B. M. (ed.). *Embryology of angiosperms*. Springer-Verlag, Berlin, 475–519.
- Nogler G. A. 1984b. Genetics of apospory in apomictic *Ranunculus auricomus*. V. Conclusion. *Bot. Helv.* 94: 411–422.
- Norrington-Davies J. et Hutto J. M. 1972. Diallel analysis of competition between diploid and tetraploid of *Secale cereale* grown at two densities. *J. Agric. Sci., Camb.* 78: 251–256.

- Norrmann G. A., Quarín C. L. et Burson B. L. 1989. Cytogenetics and reproductive behavior of different chromosome races in six *Paspalum* species. *J. Heredity* 80: 24–28.
- Novak S. J., Soltis D. E. et Soltis P. S. 1991. Ownbey's tragopogon: 40 years later. *Amer. J. Bot.* 78: 1586–1600.
- Nygren A. 1967. Apomixis in the angiosperms. *Handb. Pflanzen-Physiol.* 18: 551–596.
- Olmo E. 1983. Nucleotype and cell size in vertebrates: a review. *Basic and Appl. Histochem.* 27: 227–256.
- Orgel L. E. et Crick F. H. C. 1980. Selfish DNA: the ultimate parasite. *Nature* 284: 604–607.
- Orr H. A. 1990. "Why polyploidy is rarer in animals than in plants" revisited. *Amer. Nat.* 136: 759–770.
- Pal M. et Pandey R. M. 1982. Decrease in quadrivalent frequency over a 10 year period in autotetraploids in two species of grain *Amaranthus*. *Cytologia* 47: 795–801.
- Parker E. D. et Selander R. K. 1976. The organization of genetic diversity in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus tessellatus*. *Genetics* 84: 791–805.
- Petit C., Thompson J. D. et Bretagnolle F. 1996. Phenotypic plasticity in relation to ploidy level and corm production in the perennial grass *Arrhenatherum elatius*. *Can. J. Bot.* 74: 1964–1973.
- Petit C., Lesbros P., Ge X. et Thompson J. D. 1997. Variation in flowering phenology and selfing rate across a contact zone between diploid and tetraploid *Arrhenatherum elatius* (Poaceae). *Heredity* 79: 31–40.
- Pillay M. et Hilu K. W. 1990. Chloroplast DNA variation in diploid and polyploid species of *Bromus* (Poaceae) subgenera *Festucaria* and *Ceratachloa*. *Theor. Appl. Genet.* 80: 326–332.
- Porter H. L. et Rayburn A. L. 1990. B-chromosome and C-band heterochromatin variation in Arizona maize populations adapted to different altitudes. *Genome* 33: 659–662.
- Pringle G. J. et Murray B. G. 1992. Polyploidy and aneuploidy in the tamarillo, *Cyphomandra betacea* (Cav.) Sendt. (Solanaceae). I. Spontaneous polyploidy and features of the euploids. *Plant Breeding* 108: 132–138.
- Price H. J. 1976. Evolution of DNA content in higher plants. *Bot. Rev.* 42: 27–52.
- Price H. J. 1988. Nuclear DNA content variation within angiosperm species. *Evolutionary Trends in Plants* 2: 53–60.
- Ptacek M. B., Gerhardt H. C. et Sage R. D. 1994. Speciation by polyploidy in treefrogs: multiple origins of the tetraploid, *Hyla versicolor*. *Evolution* 48: 898–908.
- Pundir R. P. S., Rao N. K. et van der Maesen L. J. G. 1983. Induced autotetraploidy in chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 65: 119–122.
- Pyke K. A., Jellings A. J. et Leech R. M. 1990. Variation in mesophyll cell number and size in wheat leaves. *Ann. Bot.* 65: 679–683.
- Quarín C.L. 1986. Seasonal changes in the incidence of apomixis of diploid, triploid, and tetraploid plants of *Paspalum cromyorrhizon*. *Euphytica* 35: 515–522.
- Ralin D. B. et Selander R. K. 1979. Evolutionary genetics of diploid-tetraploid species of treefrogs of the genus *Hyla*. *Evolution* 33: 595–608.
- Ramanna M. S. 1992. The use of 2n-gametes in breeding polysomic polyploid species; some achievements and perspectives. Dans: Mariani A., Tavoletti S, (eds.). Gametes with somatic chromosome number in the evolution and breeding of polyploid polysomic species: Achievements and perspectives. Perugia, Italy, 91–99.
- Raybould A. F., Gray A. J., Lawrence M. J. et Marshall D. F. 1991. The evolution of *Spartina anglica* C. E. Hubbard (Gramineae): Origin and genetic variability. *Biol. J. Linn. Soc.* 43: 111–126.
- Rayburn A. L. et Auger J. A. 1990. Genome size variation in *Zea mays* ssp. *mays* adapted to different altitudes. *Theor. Appl. Genet.* 79: 470–474.
- Reese G. 1958. Polyploidie und Verbreitung. *Z. Bot.* 46: 339–354.
- Reinink K., et Blom-Zandstra M. 1989. The relation between cell size, ploidy level and nitrate concentration in lettuce. *Physiologia Plantarum* 76: 575–580.
- Rodriguez D. J. 1996a. A model for the establishment of polyploidy in plants. *Amer. Nat.* 47: 33–46.
- Rodriguez D. J. 1996b. A model for the establishment of polyploidy in plants: viable but infertile hybrids, iteroparity, and demographic stochasticity. *J. Theor. Biol.* 180: 189–196.
- Roose M. L. et Gottlieb L. D. 1976. Genetic and biochemical consequences of polyploidy in *Tragopogon*. *Evolution* 30: 818–830.
- Rothera S. L. et Davy A. J. 1986. Polyploidy and habitat differentiation in *Deschampsia caespitosa*. *New Phytologist* 10: 449–467.

- Sakai K.-I. 1956. Studies on competition in plants. VI. Competition between autotetraploids and their prototypes in *Nicotiana tabacum* L. *Cytologia* 21: 153–156.
- Sakai K.-I. et Suzuki Y. 1955. Studies on competition in plants. V. Competition between allopolyploids and their diploid parents. *J. Genet.* 53: 585–590.
- Sakai K.-I. et Utiyama H. 1957. Studies on competition in plants. VIII. Chromosome number, hybridity and competitive ability in *Oryza sativa* L. *J. Genet.* 55: 235–240.
- Samuel R., Pinsker W. et Ehrendorfer F. (1990). Allozyme polymorphism in diploid and polyploid populations of *Galium*. *Heredity* 65: 369–378.
- Sandfaer J. 1973. Barley stripe mosaic virus and the frequency of triploids and aneuploids in barley. *Genetics* 73: 597–603.
- Sandfaer J. 1975. The occurrence of spontaneous triploids in different barley varieties. *Hereditas* 80: 149–153.
- van Santen E. et Casler M. D. 1986. Evaluation of indirect ploidy indicators in *Dactylis* L. subspecies. *Crop Sci.* 26: 848–852.
- Sax K. 1937. Effects of variations in temperature on nuclear and cell division in *Tradescantia*. *Amer. J. Bot.* 24: 218–225.
- Scheiner S. M. 1993. Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24:35–68.
- Schmidtke J., Zenzes M. T., Dittes H. et Engel W. 1975. Regulation of cell size in fish of tetraploid origin. *Nature* 254: 426–427.
- Schultz R. J. 1980. Role of polyploidy in the evolution of fishes. Dans: Lewis W. H. (ed.). *Polyploidy, biological relevance*. Plenum Press, New York, 313–340.
- Sessions S. K. et Larson A. 1987. Developmental correlates of genome size in plethronontid salamanders and their implications for genome evolution. *Evolution* 41: 1239–1251.
- Sexton J. O. 1980. Polyploidy in animal evolution: summary. Dans: Lewis W. H. (ed.). *Polyploidy, biological relevance*. Plenum Press, New York, 379–381.
- Shore J. S. 1991a. Chromosomal evidence for autotetraploidy in the *Turnera ulmifolia* complex (Turneraceae). *Can. J. Bot.* 69: 1302–1308.
- Shore J. S. 1991b. Tetrasomic inheritance and isozyme variation in *Turnera ulmifolia* vars. *elegans* Urb. and *intermedia* Urb. (Turneraceae). *Heredity* 66: 305–312.
- Skiebe K. 1956. Artbastardierung und Polyploidie in der Gattung *Cheiranthus* L. *Züchter* 26: 353–363.
- Skiebe K. 1966. Polyploidie und Fertilität. *Z. Pflanzenzücht.* 56: 301–342.
- Skiebe K. 1969. Untersuchungen über das Auftreten von unreduzierten Gameten. *Biolog. Zentralblatt* 88: 47–60.
- Soltis D. E. et Soltis P. S. 1987. Polyploidy and breeding systems in homosporous pteridophyta: a re-evaluation. *Amer. Nat.* 130: 219–232.
- Soltis D. E. et Soltis P. S. 1989a. Genetic consequences of autopolyploidy in *Tolmiea* (Saxifragaceae). *Evolution* 43: 586–594.
- Soltis D. E. et Soltis P. S. 1989b. Allopolyploid speciation in *Tragopogon*: insights from chloroplast DNA. *Amer. J. Bot.* 76: 1119–1124.
- Soltis D. E. et Soltis P. S. 1990. Polyploidy, breeding systems, and genetic differentiation in homosporous pteridophytes. Dans: Soltis D. E. et Soltis P. S. (eds.). *Isozymes in plant biology*. Chapman et Hall Ltd., pp. 241–258.
- Soltis P. S. et Soltis D. E. 1991. Multiple origins of the allotetraploid *Tragopogon mirus* (Compositae): rDNA evidence. *Syst. Bot.* 16: 407–413.
- Soltis D. E. et Soltis P. S. 1993. Molecular data and the dynamic nature of polyploidy. *Crit. Rev. Plant Sci.* 12: 243–273.
- Soltis D. E. et Soltis P. S. 1995. The dynamic nature of polyploid genomes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92: 8089–8091.
- Song K., Lu P., Tang K. et Osborn T. C. 1995. Rapid genome change in synthetic polyploids of *Brassica* and its implications for polyploid evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92: 7719–7723.
- Sparrow A. H. et Nauman A. F. 1976. Evolution of genome size by DNA doublings. *Science* 192: 524–529.
- Srivastava S. et Lavania U. C. 1990. Meiotic regularization, restoration of seed fertility and alkaloid content in the induced autotetraploids of *Hyoscyamus albus* L. *Plant Breeding* 104: 160–166.
- Stace C. 1993. The importance of rare events in polyploid evolution. In *Evolutionary patterns and processes*. *Linn. Soc. Lond. Publ.*: 157–169.

- Stebbins G. L. 1945. The cytological analysis of species hybrids. *Bot. Rev.* 9: 463–486.
- Stebbins G. L. 1947. Types of polyploids: their classification and significance. *Adv. in Genetics* 1: 403–429.
- Stebbins G. L. 1950. *Plant variation and evolution*. Columbia University Press.
- Stebbins G. L. 1971. Chromosomal evolution in higher plants. Addison-Wesley, Reading, MA.
- Stebbins G. L. 1980. Polyploidy in plants: unsolved problems and prospects. Dans Lewis, W. H. (ed.), *Polyploidy biological relevance*, Plenum Press, New York.
- Stebbins G. L. 1984. Polyploidy and the distribution of the artic-alpine flora: new evidence and a new approach. *Bot. Helv.* 94: 1–13.
- Stebbins G. L. 1985. Polyploidy, hybridization, and the invasion of new habitats. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 72: 824–832.
- Stebbins G. L. et Dawe J. C. 1987. Polyploidy and distribution in the european flora: a reappraisal. *Bot. Jahrb. Syst.* 108: 343–353.
- Stein M. 1970. Polyploidie und Umwelt. *Tag.-Ber. Dt. Akad. Landwirtsch.-Wiss., Berlin*, 101: 51–68.
- Suomalainen E. et Saura A. 1973. Genetic polymorphism and evolution in parthenogenetic animals. I. Polyploid curculionidae. *Genetics* 74: 489–508.
- Suomalainen E., Saura A. et Lokki J. 1987. Polyploidy in association with parthenogenesis. Dans: Suomalainen E., Saura A., et Lokki J. (eds.). *Cytology and evolution in parthenogenesis*, CRC Press, Inc. 71–112.
- Swaminathan M. S., Ninan T. et Magoon M. L. 1959. Effects of virus infection on microsporogenesis and seed fertility in *Capsicum*. *Genetica* 30: 63–69.
- Szarski H. 1970. Changes in the amount of DNA in cell nuclei during vertebrate evolution. *Nature* 226: 651–652.
- Tal M. 1980. Physiology of polyploids. Dans: Lewis W. H. (ed.). *Polyploidy, biological relevance*. Plenum Press, New York, 61–75.
- Taylor N. L. et Wiseman E. O. 1987. Triploids and tetraploids from 4x–2x crosses in red clover. *Crop Sci.* 27: 14–18.
- Thompson J. D. 1991. The biology of an invasive plant. What makes *Spartina anglica* so successful? *BioScience* 41: 393–401.
- Thompson J. D. et Lumaret R. 1992. The evolutionary dynamics of polyploid plants: origins, establishment and persistence. *Trends in ecology and evolution* 7: 302–307.
- Timko M. P. et Vasconcelos A. C. 1981. Euploidy in *Ricinus*. Euploidy effects on photosynthetic activity and content of chlorophyll-proteins. *Plant Physiol.* 67: 1084–1089.
- Tischler G. 1934. Die Bedeutung der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen. *Bot. Jahrb.* 67: 1–36.
- Tofte J. E. et Smith R. R. 1989. Cytology of bilaterally derived tetraploid red clover. *Crop Sci.* 29: 37–41.
- Tomekpe K. et Lumaret R. 1991. Association between quantitative traits and allozyme heterozygosity in a tetrasomic species: *Dactylis glomerata*. *Evolution* 45: 359–370.
- Tothill J. C. et Hacker J. B. 1976. Polyploidy, flowering phenology and climatic adaptation in *Heteropogon contortus* (Gramineae). *Aust. J. Ecol.* 1: 213–222.
- Urbanska K. M. 1984. Plant reproductive strategies. Dans: Grant W. F. (ed.). *Plant biosystematics*. Academic Press, Canada, 211–228.
- Urbanska K. M. 1985. Some life history strategies and population structure in asexually reproducing plants. *Bot. Helv.* 95: 81–97.
- Urbanska-Worytkiewicz K. et Landolt E. 1978. Recherches démographiques et écologiques sur une population hybridogène de *Cardamine* L. *Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel*, 45: 30–53.
- Urbanska K. M., Hurka H., Landolt E., Neuffer B. et Mummenhoff K. 1997. Hybridization and evolution in *Cardamine* (*Brassicaceae*) at Urnerboden, central Switzerland: biosystematic and molecular evidence. *Plant Syst. Evol.* 204: 233–256.
- Van't Hof J. et Sparrow A. H. 1963. A relationship between DNA content, nuclear volume and minimum mitotic cycle time. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 49: 897–902.
- Venkateswarlu J. et Rao P. N. 1976. Effect of inbreeding and selection for vigour and fertility on meiotic behaviour in autotetraploid Job's Tears, *Coix lacryma-jobi* L. *Theor. Appl. Genet.* 47: 165–169.

- Vuille C. 1986. Populations hybridogènes iso- et hétéropléides chez les *Ranunculus* (Spach) Freyn dans les Pyrénées. Société botanique de France, Groupement scientifique ISARD, Colloque international de botanique pyrénéenne, La Cabanasse (pyrénées orientales), 255–269.
- Vuille C. et Küpfer Ph. 1985. Aposporie chez le *Ranunculus parnassifolius* L. I. Etude cytoembryologique. Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat. 108: 123–134.
- Wagner W. H. et Wagner F. S. 1980. Polyploidy in Pteridophytes. Dans: WH Lewis, (ed.). Polyploidy: biological relevance. Plenum Press. New York. pp. 199–214.
- Waines J. G. 1976. A model for the origin of diploidizing mechanisms in polyploid species. Amer. Nat. 110: 415–430.
- Wakamiya I., Newton R. J., Johnston J. S. et Price H. J. 1993. Genome size and environmental factors in the genus *Pinus*. Amer. J. Bot. 80: 1235–1241.
- Walsh E. et Zhang L. 1992. Polyploidy and body size variation in a natural population of the rotifer *Euchlanis dilatata*. J. Evol. Biol. 5: 345–353.
- Warner D. A. et Edwards G. E. 1989. Effects of polyploidy on photosynthetic rates, photosynthetic enzymes, content of DNA, chlorophyll, and sizes and numbers of photosynthetic cells in the C4 dicot *Atriplex confertifolia*. Plant Physiol. 91: 1143–1151.
- Warner D. A. et Edwards G. E. 1993. Effects of polyploidy on photosynthesis. Photosynthesis Research 35: 135–147.
- Watanabe K. 1983. Studies on the control of diploid-like meiosis in polyploid taxa of *Chrysanthemum*. 4. Colchiploids and the process of cytological diploidization. Theor. Appl. Genet. 66: 9–14.
- Watson L. E., Elisens W. J. et Estes J. R. 1991. Electrophoretic and cytogenetic evidence for allopolyploid origin of *Marshallia mohrii* (Asteraceae). Amer. J. Bot. 78: 408–416.
- Weider L. J. 1987. Life history variation among low-arctic clones of obligatory parthenogenetic *Daphnia pulex*: a diploid-polyploid complex. Oecologia 73: 251–256.
- Weider L. J., Beaton M. J. et Hebert P. D. 1987. Clonal diversity in high-arctic populations of *Daphnia pulex*, a polyploid apomictic complex. Evolution 41: 1335–1346.
- Weimarck G. 1967. Apomixis and sexuality in *Hierochloë australis* and in Swedish *H. odorata* on different polyploid levels. Bot. Not., 120: 209.
- Werner J. E. et Peloquin S. J. 1991. Yield and tuber characteristics of 4x progeny from 2x × 2x crosses. Potato Res. 34: 261–267.
- Werth C. R., Guttman S. I. et Eshbaugh W. H. 1985. Recurring origins of allopolyploid species in *Asplenium*. Science 228: 731–733.
- Werth C. R. et Windham M. D. 1991. A model for divergent, allopatric speciation of polyploid pteridophytes resulting from silencing of duplicate-gene expression. Amer. Nat. 137: 515–526.
- Winge Ö. 1917. The chromosomes. Their number and general importance. Carlsberg Lab. Copenhagen C. R. Trav. 13: 131–275.
- Wolf P. G., Soltis D. E. et Soltis P. S. 1990. Chloroplast-DNA and allozymic variation in diploid and autotetraploid *Heuchera grossularifolia* (Saxifragaceae). Amer. J. Bot. 77: 232–244.
- Wyatt R. et Stoneburner A. 1984. Biosystematics of bryophytes: an overview. Dans: Grant W. F. (ed.). Plant biosystematics. Academic Press, Canada, 519–542.
- Wyatt R., Odrzykoski I. J., Stoneburner A., Bars H. W. et Galan G. A. 1988. Allopolyploidy in bryophytes: multiple origins of *Plagiomnium medium*. Proc. Nat. Acad. of Sci. 85: 5601–5604.
- Wyatt R., Stoneburner A. et Odrzykoski I. J. 1989. Bryophyte isozymes: systematic and evolutionary implications. Dans: Soltis D. E. et Soltis P. S. (eds.). Isozymes in plant biology. Chapman et Hall Ltd., pp. 220–240.
- Yan G., Fergusson A. R., McNeilage M. A. et Murray B. G. 1997. Numerically unreduced (2n) gametes and sexual polyploidization in *Actinidia*. Euphytica 96: 267–272.
- Yen Y. et Kimber G. 1990. Meiotic behaviour of induced autotetraploids in *Triticum* L. Genome 33: 302–307.
- Zhang L. et King C. E. 1992. Genetic variation in sympatric populations of diploid and polyploid brine shrimp (*Artemia parthenogenetica*). Genetica 85: 211–221.
- Zeroual-Humbert-Droz. 1995. Interactions reproductives entre *Anthoxanthum alpinum* diploïde et *Anthoxanthum alpinum* tétraploïde; conséquence sur la structure des populations pures et mixtes. Thèse de doctorat, Université de Neuchâtel, Suisse.
- Zohary D. et Nur U. 1959. Natural triploids in orchard grass *Dactylis glomerata* L. polyploid complex and their significance for gene flow from diploid to tetraploid levels. Evolution 13: 311–317.

Distribution of diploid sexual and triploid apomictic dandelions (*Taraxacum* sect. *Ruderalia*) along two altitudinal gradients in Switzerland

François G. Calame and François Felber*

Université de Neuchâtel, Institut de Botanique, 11, rue Emile-Argand, Case Postale 2,
CH-2007 Neuchâtel, Switzerland

* Author for correspondence

Manuscript accepted July 31, 2000

Abstract

Calame F. G., Felber F. 2000. Distribution of diploid sexual and triploid apomictic dandelions (*Taraxacum* sect. *Ruderalia*) along two altitudinal gradients in Switzerland. Bot. Helv. 110: 109–114.

The distribution of the cytotypes of *Taraxacum* section *Ruderalia* in relation to altitude was investigated along two altitudinal gradients, Chasseral (Jura) and Verbier (Alps). The populations were collected every 200 m in elevation and the flowering phenology was noted. Only diploid sexual plants were found at altitudes higher than 700 m. This is new for *Taraxacum* for which the diploid cytotype was considered infrequent, and even rare at high altitude. The distribution of the cytotypes is best explained by the survival of *Taraxacum* in nunataks of Jura and the Alps during glaciation, and the limited spread of the diploid during the subsequent warming. The triploid cytotype, with its better colonisation ability, would have largely colonised the previously glaciated areas, particularly in northern Europe.

Key words: *Taraxacum*, Asteraceae, sexual diploid, apomictic triploid, cyto geography, altitudinal distribution.

Introduction

The study of the detailed distribution of the cytotypes of sexual-asexual polyploid complexes is of prime importance to complete our general knowledge of polyploid complexes, and in particular to understand the respective colonising abilities of apomictic polyploids and sexual diploids and their relative fitness in diverse ecological conditions.

In Europe, *Taraxacum* section *Ruderalia* is composed of sexual diploid and apomictic triploid plants. The distribution of those two cytotypes has been surveyed throughout western, central and northern Europe (den Nijs & Sterk 1980, 1984, Elzinga et al. 1987, Roetman et al. 1988, den Nijs et al., 1990). Sexual diploids were found in two distinct areas. One corresponds to western Europe from the southwestern Netherlands and western Germany to the Pyrenées and perhaps further south. The second is located in central Europe from the Sudette

to Lake Balaton and from the eastern part of Austrian Alps to Romania. Between those and in northern Europe, only triploids have been found. This type of distribution of the diploid cytotype corresponds to a classic pattern deriving from the last glacial refuge from southern France and the Balkan region (Taberlet et al. 1998). The distribution of the diploid within its range is thought to be caused by both influences of climatic factors and vegetation history of these regions (den Nijs et al. 1990). According to den Nijs et al. (1990), the northern limit of the diploid should be due to climatic factors, following the fact that along this border it is restricted to warm and dry localities. The triploid cytotype is thought to have a wider ecological amplitude, allowing it to grow in a colder and wetter climate. In a more general way, polyploids are supposed to have a wider tolerance for diverse climates in particular for cold (Grime & Mowforth 1982, Bierzychudek, 1989).

The vast majority of the populations studied in *Taraxacum* are from low elevations. Although sexual plants have occasionally been found at very high elevation (up to 2390 m in the Swiss Alps) (den Nijs & Sterk 1980, 1984), their distribution along altitudinal gradients has not been analysed yet. The comparison of altitudinal and latitudinal distributions should allow to analyse the respective roles of ecological and historical factors.

According to the previous considerations, we hypothesised that the occurrence of the triploid cytotype would be positively correlated with altitude, thus mimicking the situation in the north. Such results would have favoured the ecological explanation of the distribution patterns with triploids having a wider tolerance for harsh climate.

Here, we describe the distribution of the cytotypes along two altitudinal gradients and their flowering phenology. Contrary to expectations, we found only diploids along those altitudinal gradients at the higher elevations.

Materials and methods

Populations were sampled in 200 m elevation intervals, from 550 to 1550 m at Chasseral (Neuchâtel) and from 1550 to 2350 m at Verbier (Valais), forming two altitudinal transects. In each one, plants were randomly collected in the pastures avoiding the edges, to determine their ploidy level (Table 1). In the two transects, the flowering phenology was noted every fourth day in counting the number of open capitulum per square metre, repeated in 10 randomly chosen places.

The ploidy level of the plants was determined either by chromosome counts or by flow cytometry (see Table 1). For the chromosome counts, root tips were pre-treated in 8 hydroxyquinoline at 0.002 M for 2h15 and then fixed in Carnoy (ethanol/concentrated acetic acid; 3 : 1) for at least 24 hours. Tips were then transferred in cold acetic carmine for 2 hours, then gently heated to ~90 °C for 2–3 minutes and squashed on a microscopic slide in 45% acetic acid. In the case of flow cytometry, the ploidy level of the plants was determined with a facscan flow-cytometer (Becton Dickinson). For each specimen, a fresh leaf was placed in a petri dish and sliced using a razor blade in 0.5 ml of ice cold buffer. The buffer (pH 7.0) based on Galbraith et al. (1983) consisted of 45 mM MgCl₂, 20 mM 4-morpholine propane sulfonate, 1% Triton X-100 and 10 mM sodium metabisulfite. The stain, 20 µl iodine propidide, was then added. Finally, the homogenate was filtered through a 25µm mesh nylon screen. The mean fluorescence detected for a specimen is proportional to its DNA content per nucleus. The relationship between DNA content and ploidy level was determined by scanning diploid and triploid plants with known chromosome number (Table 1).

Results

The phenology was correlated with altitude. We found a delay of 5 to 14 days of the beginning of the blooming of *Taraxacum* for every 200 m in elevation (Fig. 1). For a given al-

Table 1. *Taraxacum* population samples from the two transects, Chasseral and Verbier. Collection date, number of analysed plants, method of analysis, ploidy level of the plants. Counts = chromosome counts, cyto = flow cytometry.

Transect	Altitude	Collection time	Number of determined plants	Method of ploidy determination	2×	3×	4×
Chasseral							
Marnière de Hauterive	550	1996	100	counts	1	99	0
Villeret	750	1996	50	counts	50	0	0
Fauchette	950	1996 & 1999	50	cyto	49	0	1
Bugnetet	1150	1996 & 1999	50	cyto	50	0	0
Plan à l'Aigasse	1350	1996 & 1999	50	cyto	49	0	1
Petit Chasseral	1550	1996 & 1999	50	cyto	50	0	0
<i>Total</i>			350		249	99	2
Verbier							
Les Creux	1550	1996	50	counts	50	0	0
Le Sonalon	1750	1996	25	counts	25	0	0
Bisse de Levron	1950	1996	25	counts	24	1	0
Grand Plans	2150	1996	25	counts	25	0	0
Savoleyre	2350	1996	25	counts	24	1	0
<i>Total</i>			150		148	2	0

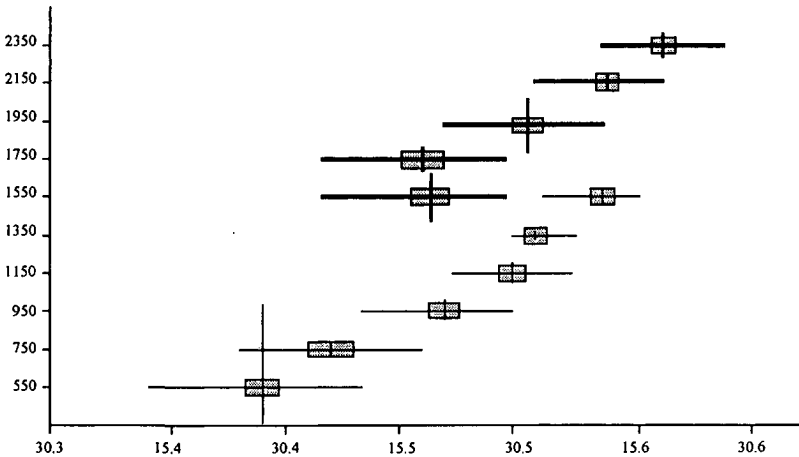


Fig. 1. Phenology of the flowering of *Taraxacum* along the two transects according to date and to altitude; thin line – Chasseral, bold lines – Verbier: period of flowering (horizontal bar), density at the peak of flowering (vertical bar, the bold vertical bar on the right represents a density of 50 capitulum per square meter) and standard deviation (box).

titude on a transect, the blooming period lasted from 10 to 25 days. The peak densities were approximately in the middle of the blooming period, with typically 25 to 50 capitulum per square metre. The Hauterive population had up to 160 capitulum per square metre at peak blooming. The determination of ploidy levels along the two altitudinal transects revealed the almost exclusive presence of diploids above 700 m elevation (Table 1).

In the Chasseral transect, the lowest population (550 m) was triploid at 99%, while all the higher populations were diploid at the exception of two tetraploid plants. In Verbier, all the populations (from 1550 m to 2350 m) were diploid at more than 98%.

Discussion

In the Alps the vegetation period is reduced by 7 days per each increase of 100 m in elevation (Gensler 1946), which corresponds roughly to a delay of 3.5 days of the beginning of the growing season, and a shortening of 3.5 days at its end. The delay of 5 to 12 days that we observed at the beginning of the blooming period of *Taraxacum* every 200 m elevation (i.e. 2.5 to 6 days per 100 m) corresponds to the values found by Gensler (1946). This delay prevents effective pollen transfer between localities separated by more than 400 m in elevation. Hence, it slows down the gene flow by pollen along altitudinal gradients, considering that a pollinator (honeybee for example) has normally a greater range of action. Gene flow may nevertheless occur stepwise, considering several generations.

The flowering period was earlier in Verbier than in Chasseral for similar elevations. This is certainly due to slope orientation, Verbier is facing south and Chasseral north. The length of the flowering period was only slightly influenced by the altitude, with a reduction of less than 2 days per 100 m elevation in Chasseral and only 1 day for the same elevation interval in Verbier. *Taraxacum* flowers very early in the season, only a few weeks after the snow has melted, and has then enough time to achieve seed production during the season, even at high altitudes.

The density of simultaneously blooming capitulum at the peak of the flowering was probably an underestimate of the density of individuals in the fields, as only a portion of them flowered. There was a very strong density of *Taraxacum* in the pastures. One of them (Hauterive) was literally covered with dandelions, 160 capitulum per square metre being an average value, some places having more than 300 capitulum per square metre. On a dry limestone pasture, one population had even finished flowering within 10 days, which was particularly short since flowering time could last up to 30 days.

In the previous studies of the distribution of the cytotypes of *Taraxacum* section *Ruderalia*, western, central and northern Europe were investigated (den Nijs & Sterk 1980, 1984, Elzinga et al. 1987, Roetman et al. 1988, den Nijs et al. 1990). Although the geographical distribution of the cytotypes over these areas is well known, their altitudinal distribution has not been investigated.

The exclusive presence of diploids above 700 m elevation was not expected, although it confirmed the detailed distribution study in the Neuchâtel region of Meirmans et al. (1999). These results contrast with the analysis of plants collected in Verbier by van Soest, which ploidy level was determined by den Nijs & Sterk (1984), and showed roughly 50% of triploids. That discrepancy is probably explained by the fact that van Soest collected the plants along the roadsides (den Nijs *pers. com.*), whereas we collected them in the middle of homogenous pastures. The particular conditions occurring at roadsides could have favoured presence of triploids.

Polyploids and in particular apomictics are usually believed to be more adapted to harsh climate (high altitude and northern areas) and are consequently more common in these are-

as (Grime & Mowforth 1982, Bierzychudek 1989). In the case of *Taraxacum*, the latitudinal trend is clear: only triploids colonise the far north, while diploids are restricted to warm dry microclimates along their northern margins (den Nijs et al. 1990). At high altitudes, our results demonstrate the almost exclusive presence of sexual diploids. However, they are limited to two transects (one in the Jura the other in the Alps), a wider sampling across the alpine range would be necessary to confirm their importance.

These results are in accordance with the analysis of Favarger (1957, 1967, 1985) on the percentage of polyploids in the Alps, in southern Greenland and in Spitzbergen. According to his observations, the proportion of polyploids is much lower at high altitudes in the Alps, than in the north. It is hypothesised that during the last glacial period, the flora survived only on the high altitude unglaciated refuges (nunataks). After glaciations, diploids colonised the ice-free areas with less efficiency than polyploids, but remained on nunataks and their surroundings (Favarger 1975). This hypothesis is reinforced by the facts that polyploid *Taraxacum* are apomictic, hence having a better colonising efficiency than sexuals. Diplosporic apomixis may increase colonising ability by the fact that no pollen source is needed to create a new settlement. Therefore, a single plant is able to form a new population.

The present distribution of the cytotypes, if it is confirmed to be a general pattern in the Alps and in Jura, is probably best explained with historical factors. The western and central Europe "diploid areas" are located on or very close to glacial refuges of the last glaciation period (Taberlet 1998). In addition, Chasseral (Jura) was partly free of ice at this time, while Verbier (Alps) is at the vicinity of a nunatak region (Stehlik 2000). If ecology was the main determinant of the present distribution, the altitudinal distribution of the cytotypes would be similar to the latitudinal one, with triploids present in the harsher climates of high altitude.

While historical factors should be the main determinants of the general patterns of the cytotypes, ecological differentiation occurs at a local scale. Ecology is probably responsible for most of the local particularities of distributions within the zones where both cytotypes occur, and in particular at the northern border of the range of diploids (den Nijs et al. 1990). In the area of Neuchâtel at low altitude, local ecological differentiation was found, with triploids being favoured by disturbed habitats and diploids restricted to relatively undisturbed fields. At higher altitude there were mainly diploids, and the few triploids were limited to highly disturbed places (Meirmans et al. 1999). Local ecological differentiation has been also observed repeatedly in other polyploid complexes (Lumaret 1988, Jay et al. 1991, Felber-Girard et al. 1996).

We wish to thank J. C.M den Nijs for numerous interesting comments and discussions and S. Grangier for kind help during field work in Verbier. We are also grateful to J. Schneller for his critical reading and to J. Grant the correction of the English of the manuscript. This study was financially supported by a grant from the Swiss National Science Foundation (FNRS 31-43259.95). This paper belongs to the thesis of François G. Calame.

Résumé

La distribution des cytotypes de *Taraxacum* section *Ruderalia* en relation avec l'altitude a été analysée le long de deux transects altitudinaux, Chasseral (Jura) et Verbier (Alpes). Les populations ont été récoltées à des intervalles de 200 m d'altitude et la phénologie de la floraison a été notée. Au-dessus de 700 m, seul le cytotype diploïde sexué a été trouvé. Cette répartition est originale pour *Taraxacum*, dont le diploïde était supposé être peu fréquent, voire même rare aux altitudes élevées. La distribution actuelle des cytotypes s'explique le mieux par la survie des pissenlits au sud de l'Europe et sur les nunataks durant la dernière

glaciation, puis par la recolonisation limitée du diploïde durant le réchauffement qui a suivi. Le cytotype triploïde, avec sa meilleure capacité de colonisation, aurait colonisé les zones précédemment glacées, en particulier au nord de l'Europe.

References

- Bierzchudek P. 1989. Environmental sensitivity of sexual and apomictic *Antennaria*: Do apomicts have general-purpose genotypes? *Evolution* 43: 1456–1466.
- Elzinga D., van der Kamp J., den Nijs J. C. M. and Sterk A. A. 1987. Cytogeography and ecology of diploids and triploids of *Taraxacum* section *Taraxacum* in south Limburg, Netherlands. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. C.* 88: 297–338.
- Favarger C. 1957. Sur le pourcentage de polyplloïdes dans la flore de l'étage nival des Alpes suisses. VIII Congr. Int. Botanique, Paris, pp. 9–10, 51–53.
- Favarger C. 1967. Cytologie et distribution des plantes. *Biological Reviews* 42: 163–206.
- Favarger C. 1975. Cytotaxonomie et histoire de la flore orophile des Alpes et de quelques autres massifs montagneux d'Europe. *Lejeunia* 77: 1–45.
- Favarger C. 1985. Cytotaxonomie et histoire de la flore des Alpes. *Bernische Botanische Gesellschaft* 43: 195–197.
- Felber-Girard M., Felber F. and Buttler A. 1996. Habitat differentiation in a narrow hybrid zone between diploid and tetraploid *Anthoxanthum alpinum*. *New Phytologist* 133: 531–540.
- Galbraith D. W., Harkins K. R., Maddox J. M., Ayres N. M., Sharma D. P. and Firoozabadi E. 1983. Rapid flow cytometric analysis of the cell type in intact plant tissue. *Science* 220: 1049–1051.
- Gensler G. A. 1946. *Der Begriff der Vegetationszeit*. University of Zürich, Zürich.
- Grime J. P. and Mowforth M. A. 1982. Variation in genome size – an ecological interpretation. *Nature* 299: 151–153.
- Jay M., Reynaud J., Blaise S. and Carpentier D. 1991. Evolution and differentiation of the *Lotus corniculatus/Lotus alpinus* populations from French South-Western Alps. III. Conclusions. *Evolutionary Trends in Plants* 5: 157–160.
- Lumaret R. 1988. Adaptive strategies and ploidy levels. *Acta Oecologica* 9: 83–93.
- Meirmans P. G., Calame F. G., Bretagnolle F., Felber F. and Nijs J. C. M. den 1999. Anthropogenic disturbance and habitat differentiation between sexual diploid and apomictic triploid *Taraxacum* sect. *Ruderalia*. *Folia Geobotanica* 34: 451–469.
- Nijs J. C. M. den, Kirschner J., Stepanek J. and van der Hulst A. 1990. Distribution of diploid sexual plants of *Taraxacum* sect. *Ruderalia* in east-Central Europe, with special reference to Czechoslovakia. *Pl. Syst. Evol.* 170: 71–84.
- Nijs J. C. M. den and Sterk A. A. 1980. Cytogeographical studies of *Taraxacum* sect. *Taraxacum* (= sect. *Vulgaria*) in central Europe. *Bot. Jahrb. Syst.* 101: 527–554.
- Nijs J. C. M. den and Sterk A. A. 1984. Cytogeography of *Taraxacum* sectio *Taraxacum* and sectio *Alpestris* in France and adjacent parts of Italy and Switzerland, including some taxonomic remarks. *Acta Bot. Neerl.* 33: 1–24.
- Roetman E., Nijs J. C. M. den and Sterk A. A. 1988. Distribution and habitat range of diploid, sexual dandelions (*Taraxacum* section *Vulgaria*), a Central European flora element in the Netherlands. *Acta Bot. Neerl.* 37: 81–94.
- Stehlik I. 2000. Nunataks and peripheral refugia for alpine plants during quaternary glaciation in the middle part of the Alps. *Bot. Helv.* 110: 25–30.
- Taberlet P., Fumagalli L., Wust-Saucy A.-G. and Cosson J.-F. 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology* 7: 453–464.

ANTHROPOGENIC DISTURBANCE AND HABITAT DIFFERENTIATION BETWEEN SEXUAL DIPLOID AND APOMICTIC TRIPLOID *TARAXACUM* SECT. *RUDERALIA*

Patrick G. Meirmans¹⁾, François G. Calame²⁾, François Bretagnolle²⁾,
François Felber²⁾ & J. (Hans) C. M. den Nijs¹⁾

1) Institute for Systematics & Ecology, Faculty of Biology, University of Amsterdam, Kruislaan 318, 1098 SM Amsterdam, The Netherlands; fax +31 20 5257662, E-mail nijs@bio.uva.nl

2) Institut de Botanique, Université de Neuchâtel, Rue Emile-Argand 11, 2000 Neuchâtel, Switzerland; fax +41 32 718 3001, E-mail francois.bretagnolle@bota.unine.ch

Keywords: Agriculture, Altitude, Asteraceae, Cytotypes, Dandelion, Human influence, Therophytes

Abstract: Co-occurrence of sexual diploid and apomictic triploid *Taraxacum* section *Ruderalia* has been reported frequently. Many suggestions have been put forward with respect to the existence of an ecological differentiation between the cytotypes. In a study of 116 *Ruderalia* populations in the area around Neuchâtel (Switzerland) such a habitat differentiation has been proven. Large differences in the diploid/triploid ratio have been found between different field types. Adjacent fields of different types sometimes had significantly different cytotype ratios. In a canonical correspondence analysis significant vegetation differences were found between fields with mainly diploid *Ruderalia* and fields with mainly triploid *Ruderalia*. Two environmental indicators were significantly positively correlated with ploidy levels, altitude with diploids, and the percentage of therophytes in a vegetation with triploids. The percentage of therophytes is thought to be an indicator of the amount of disturbance due to human activities. At lower altitudes, the diploid/triploid ratio is largely determined by the amount of disturbance. Highly-disturbed fields contain mainly triploids whereas relatively stable fields contain mainly diploids. At higher altitudes there are mainly diploids. The presence of triploid *Taraxacum* sect. *Ruderalia* in the region around Neuchâtel appears to be the result of the high amount of human activities of the last few hundred years. Whether the triploid presence is due to immigration or to local formation from diploids is yet unknown.

INTRODUCTION

Ecological differentiation has already been documented for many cytotypes within polyploid complexes, for example *Anthoxanthum* (FELBER-GIRARD et al. 1996), *Antennaria* (BAYER et al. 1991), *Draba* (BROCHMANN & ELVEN 1992), *Tripleurospermum* (KAY 1961) and many others. A very tight relation exists between polyploidy and asexual reproduction. Most asexually reproducing plant species are polyploid, but only a small fraction of the polyploid plant species are asexual (LEWIS 1980, STEBBINS 1980). Both asexual reproduction and polyploidy can have great effects on the competitive ability and the choice of ecological niche of the species in question. Because of the relationship between ploidy level and asexuality it is very difficult to distinguish the effects of the two phenomena. Ecogeographical distribution studies in sexual/apomictic plant complexes showed patterns that suggest apomictic taxa have wider areas of distribution which extend into more harsh ecological conditions (BIERZYCHUDEK 1987).

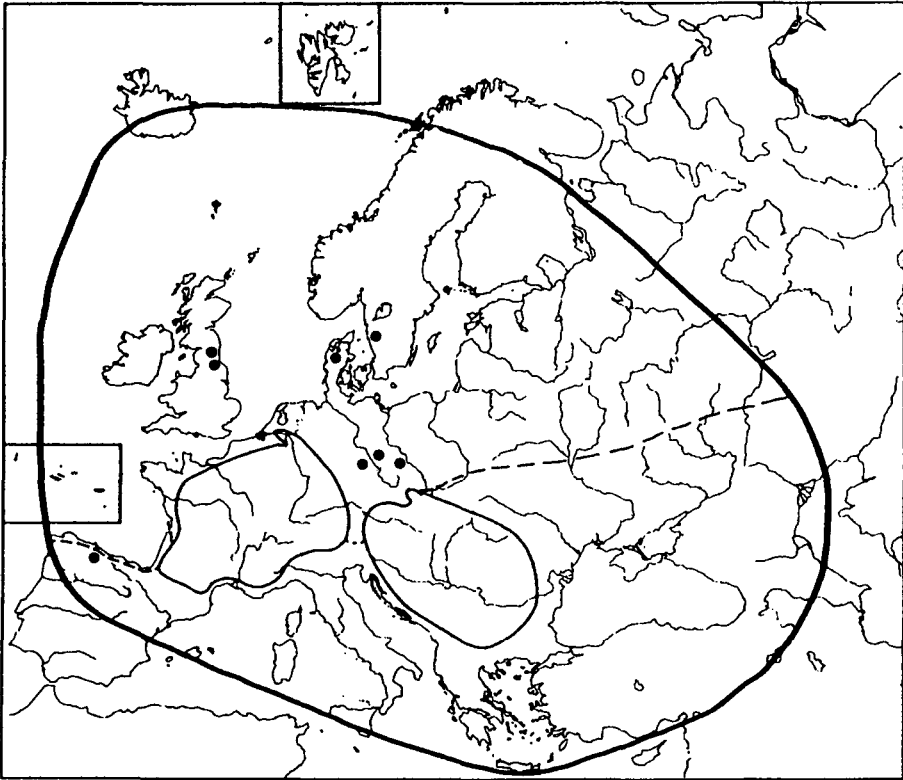


Fig. 1. Distribution of diploid *Ruderalia* in Central and Western Europe. The thicker line shows the supposed original distribution of section *Ruderalia* in Central and Western Europe. Diploid *Ruderalia* occur within the thinner solid lines and they are assumed to occur south of the dashed lines. The black dots are isolated locations where diploids have been found. According to DEN NIJS (1997).

The taxonomically very complex genus *Taraxacum* WEBER ex F.H. WIGG, with some 50 sections and 3000 agamospecies described (KIRSCHNER & ŠTĚPÁNEK 1997), is well known for its widespread apomictic reproduction. The largest and most widespread section is section *Ruderalia* KIRSCHNER, H. ØLLG. & ŠTĚPÁNEK, which comprises more than 2000 known agamospecies. Less than 10% of the *Ruderalia* species are diploid ($2n=2x=16$); they are obligate sexuals and are normally highly self-incompatible. All other *Ruderalia* species are apomictically reproducing triploids ($2n=3x=24$). Diploid and triploid *Ruderalia* are found to co-occur in mixed populations, with the diploid/triploid ratio differing per population (DEN NIJS & STERK 1980, 1984, DEN NIJS & VANDER HULST 1988, DEN NIJS et al. 1990). Long-term coexistence of diploid and triploid individuals is claimed to require ecological differentiation between the cytotypes (LEVIN 1975).

Fig. 1 shows the distribution of diploid and triploid *Ruderalia* in Europe. This map is based on extensive cytogeographical work by e.g. FÜRNKRANZ (1966), VALENTINE & RICHARDS (1967), RICHARDS (1970), DEN NIJS & STERK (1980, 1984), DEN NIJS & VANDER HULST (1988), ROETMAN et al. (1988) and DEN NIJS et al. (1990). The map itself is redrawn from DEN NIJS (1997). The diploids seem to be confined to two separate areas in Central Europe, in which they coexist with triploids. This disjunct pattern is generally interpreted as resulting from

post-glacial colonization from two glacial refugia (MOGIE & FORD 1988). The triploids are said to have spread much faster because of their greater colonizing ability. As is apparent from Fig. 1, the triploid *Ruderalia* have a larger range than the diploid *Ruderalia*, and their distribution extends further north than that of the diploids.

It has been recorded previously that triploids prefer more disturbed habitats than diploids. ELZINGA et al. (1987) found that in Limburg, The Netherlands, diploid *Ruderalia* are mostly confined to unfertilized nature reserves, but they were also found in intensively managed grasslands. FÜRNRKRAZ (1966) noted that triploids are more confined to disturbed fields than diploids, but after revisiting his sample-fields, DEN NIJS & STERK (1980) found no support for this. Incidentally, DEN NIJS & STERK (1984) found large differences in the percentage of diploids between two adjacent fields with different management intensities. From several studies it appears that, especially in the northern margins of their distribution area diploids have a preference for slightly xeric conditions (see e.g. DEN NIJS & STERK 1980, 1984, ROETMAN et al. 1988). On the border of the diploid area in then Czechoslovakia, the diploids also seem to prefer dry, sunny places (DEN NIJS et al. 1990).

On the other hand, in the cytogeographical investigations, no correlation was found between the occurrence of a certain *Ruderalia* cytotype and the altitude (DEN NIJS & STERK 1980, 1984, JENNISKENS et al. 1985). DEN NIJS & STERK (1984) even reported the presence of *Ruderalia* diploids at up to 2000 m in the Western Alps. CALAME (unpubl. data) has investigated transects along altitudinal clines in the Alps and in the Jura, and found only two fields containing triploids, both at the lower end (ca. 530 meters above sea-level) of a transect near Neuchâtel in the Jura. All other fields were purely diploid. It thus appears that diploids are not ecologically restricted to the relatively mild climates of lower altitudes. These results contradict MORITA's (1976) findings for a *Taraxacum* section *Hondoense* NAKAI, in Japan. Here, diploids were found mostly in the southern part of the investigated region, while the triploids were common all over the region. Within the diploid distribution area, the diploids grew mostly in man-made habitats below 200 meters. Triploids were common in areas up to 1800 meters in altitude.

In conclusion, the general geographical patterns BIERZYCHUDEK (1987) found for apomicts and their sexually reproducing relatives seem to be present in *Taraxacum* sect. *Ruderalia* too. The apomictic triploids have a much larger and more northerly reaching range than the sexuals. However, with respect to the concrete differences in ecological preferences between the cytotypes, detailed data are remarkably scarce, and equivocal. On the one hand, diploids appear to prefer relatively warm and undisturbed environments. On the other hand, some data show the occurrence of diploids at rather high elevations in the southern part of Europe (DEN NIJS & STERK 1984, CALAME, unpubl. data), and other data show a diploid preference for low altitudes in the southern part of Japan (MORITA 1976).

Aim of this study

The aim of this research was to study possible ecological differences between diploids and triploids within a selected area, by analyzing:

- (1) the regional cytotype distribution of representatives of *Taraxacum* sect. *Ruderalia*;
- (2) the relation of the distribution with ecological parameters, such as altitude, land use, amount of disturbance, and some Ellenberg-based ecological indicator values;
- (3) the vegetation relevés of the sample sites;
- (4) the within-population spatial distribution of the cytotypes using transect sampling.

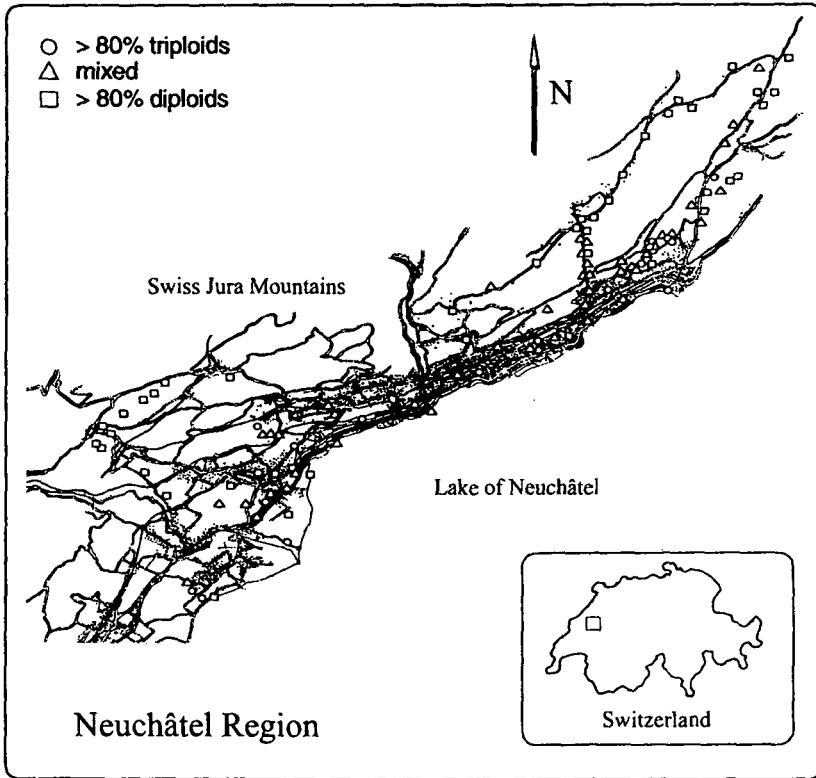


Fig. 2. The distribution of the sampling sites around Neuchâtel, and an indication of the cytotypic ratio of the *Ruderalia* populations. Squares indicate populations with more than 80% diploids, circles indicate populations with more than 80% triploids, triangles indicate populations with intermediate cytotypic ratios. The altitudinal trend is from 430 meters at the lakeside to approximately 1000 meters at the edge of the map.

The research was carried out as part of a broader research project on the evolutionary dynamics of the *Taraxacum* flora in the Western part of Switzerland.

MATERIALS AND METHODS

Sampling sites

During the spring and summer of 1997, the ratio of diploid and triploid *Ruderalia* was established for a total of 116 populations from around Neuchâtel, Switzerland (Fig. 2). The elevation of this area ranged from 430 to 1155 m a.s.l. The town of Neuchâtel is situated between 430 and 600 m a.s.l. The sampled populations grew in a wide range of field types: roadsides, parks, pastures, hay meadows and vineyards. For 93 of the sampling sites vegetation relevés were made using the cover scale proposed by GAUCH (1977): 0: absent; 1: cover 0–0.5%; 2: 0.5–1%; 3: 1–2%; 4: 2–4%; 5: 4–8%; 6: 8–16%; 7: 16–32%; 8: 32–64%; 9: 64–100%. These are the sample sites used for calculations and the production of graphs. Only for the map in Fig. 2 all 116 fields were used. Nomenclature is according to the Flora Helvetica (LAUBER & WAGNER 1996). For a list of the sampling sites and a concise description, see Appendix 1.

Cytological data

In order to establish the ploidy level, leaves of *Taraxacum* sect. *Ruderalia* specimens were collected in the fields. One leaf per individual plant was sampled selecting plants from set intervals while crossing the field along imaginary lines. Flowering plants as well as vegetative plants were sampled. About 30 plants per field were sampled, or when there were less than 30 plants, the maximum number possible were taken. No identification to the microspecies level was performed. The ploidy of the sampled plants was established by the use of a Becton-Dickinson Facscan flow-cytometer. A flow-cytometer measures the quantity of DNA in the nuclei of cells, using the fluorescence properties of a stain (Propidium Iodide) which binds to DNA in a quantitatively proportional way (see e.g. BROWN et al. 1991, DE LAAT et al. 1987). For cytometry, a slightly modified version of the protocol of GALBRAITH et al. (1983) was followed. Throughout this article, the percentage of diploids will be used as a descriptor for the ratio of diploid and triploid *Ruderalia*. This is not a perfect indication of the cytotype ratio, due to the occurrence of tetraploid *Ruderalia*, but because of the very low frequency of these tetraploids (less than 1% of the total), this is considered not to be a problem.

Ecological data

In interviews with the farmers and/or managers of the fields, information was gathered concerning the number of cuts per year and also the current and former use of the field. The altitude of the fields was assessed using the National Map of Switzerland, scale 1 : 25,000 (ANONYMOUS 1987). The amount of shadow on a field was estimated using three classes: low (1), medium (2) and high (3). Some additional data were derived by converting the vegetation relevés into ecological indicator values for humidity (F), acidity (R), nutrients (N) and temperature (T) according to LANDOLT (1977). The Landolt indicator values are comparable to the indicator values of ELLENBERG et al. (1992), but are adapted for Switzerland. The conversion of the species indicator values into values for the relevés, was made according to the technique of "weighted averages" (CURTIS & MCINTOSH 1950, 1951). This approach was also taken to calculate the weighted percentage of the different Raunkiaer life forms within the relevés, according to ELLENBERG et al. (1992). The few species that can show two different life forms were counted twice. Weighted percentages were only calculated for the four most abundant life forms: hemicryptophytes (hemi), therophytes (thero), geophytes (geo) and chamaephytes (cham). Hereafter, the term "environmental indicators" will be used for the whole set of variables, those measured, those deduced from the interviews and those calculated from the Landolt indicator values and Raunkiaer life forms.

Statistical analysis

To see whether the occurrence of any plant species was related to the occurrence of a certain *Ruderalia* cytotype, a weighted average cytotype ratio (H_i) was calculated for the plant species that were found in ten or more relevés, using the following formula:

$$H_i = \sum_{j=1}^n A_{ij} R_j / \sum_{j=1}^n A_{ij}$$

A_{ij} is the abundance of species i in population j and R_j is the ratio of diploids and triploids within population j . Here the percentage of diploids is used as a descriptor for R_j , so H_i

actually stands for the weighted average percentage of diploids of all the fields species i is growing in. A high value of H_i indicates that a plant species co-occurs mainly with diploid *Ruderalia*, and a low value of H_i indicates that a plant species co-occurs mainly with triploid *Ruderalia*. An intermediate value of H_i can indicate either that the species is living in fields with both *Ruderalia* cytotypes equally present, or that the abundance of the species is not related to the cytotype ratio.

In a Spearman rank correlation test the environmental indicators were compared to each other and to the percentage of diploids. For this test, and all other univariate statistics, the statistical computer program SYSTAT, version 5.2.1 for Macintosh, was used. A sequential Bonferroni correction (RICE 1989) was performed when necessary.

The computer-program CANOCO (TER BRAAK 1992) was used for the ordination of the vegetational data. A detrended correspondence analysis (DCA, HILL 1979) was performed to check for the main tendencies within the data. The first two ordination axes were compared to the environmental indicators and the cytotype ratio, using Spearman rank correlation tests.

We performed a canonical correspondence analysis (CCA, TER BRAAK 1992) with the percentage of diploids as the only variable. A Monte-Carlo permutation test was applied to test whether there are significant differences in vegetation between fields with mainly diploid *Ruderalia* and fields with mainly triploid *Ruderalia*. The Monte Carlo test was set to 9999 unrestricted permutations, giving a maximum significance of $P = 0.0001$.

Transect analysis

In a mixed field (76% diploids) at 600 m elevation, 4 transects of 30 meters each (VA, VB, VC and VD) have been randomly set. Transect ends were kept at a minimum of 4 meters from the edges of the field. All *Taraxacum* individuals growing within 10 cm right of the transects were collected ($n_{\text{tot}} = 314$). The position of each of them was coded as distance from the start ($x = 0$ to 3000 cm) and distance to the right of the transect ($y = 0$ to 10 cm). The transect field was uniform in slope and exposition; vegetation pattern was homogeneous.

A Mantel correlogram (LEGENDRE & VAUDOR 1985) was used to analyze the spatial distribution of the cytotypes within the transects and to detect the eventual difference from random distribution. The correlation between cytotypes for different classes of distances was tested. The number of classes of distance (40, 40, 20 and 30 classes for VA, VB, VC and VD, respectively) was chosen in order to have at least 30 pairs of *Taraxacum* plants per class. A sequential Bonferroni correction (RICE 1989) was performed according to the number of classes.

RESULTS

Cytometer data

In the area around Neuchâtel, diploids are more abundant than triploids. From a total of the more than 3600 plants investigated, 63% were diploid, 36% were triploid and less than 1% were tetraploid. The majority of the 116 sampling fields consisted of mixed populations, one was fully triploid, and 26 were fully diploid. The cytometer results and the environmental indicators for all the fields are given in Appendix 1. Fig. 2 shows the distribution of the fields around Neuchâtel, and an indication of the percentages of the ploidy levels found. The fields with mainly diploid *Ruderalia* were mostly situated outside the city, the triploid *Ruderalia* seemed to be confined to the city and to the vineyards. The altitude of the sampled fields

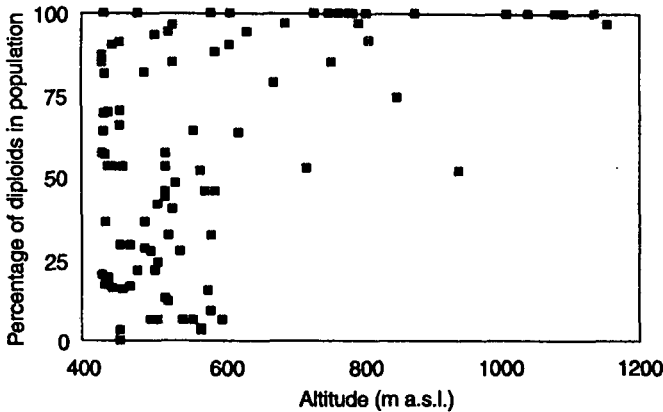


Fig. 3. The altitude of the sampling sites versus the percentage of diploid *Ruderalia* at the sites.

ranged from 434 to 1155 meters above sea-level. The lowest fields sampled were on the shore of the Lake of Neuchâtel, and the highest population sampled was on a roadside verge in an agricultural village not far from Neuchâtel.

The map (see Fig. 2) already suggests a relation between altitude and the percentage of diploids. This relation of the cytotype ratio with altitude is not linear. Fig. 3 shows the percentage of diploids as a function of

the altitude. Above 600 meters there are mainly fields with a high percentage of diploids. Under 600 meters there seems to be no clear tendency. The border of the urban conurbation of Neuchâtel is at approximately 600 meters. Above 600 meters there are mainly forests, hay meadows, and some small villages, but all these can also be found below 600 meters.

Relative cytotype presence may differ strongly between fields, even on a very small geographical scale. Fields numbers 201 and 202, a vineyard and an orchard separated by a small road, have very different cytotype ratios. The orchard population contains 88% diploids and the vineyard only 18%. A similar difference is found between fields 209 and 210, a maintained and an unmaintained part of the same vineyard, and also between fields 166 and 178, a roadside and the adjacent hay meadow (see Appendix 1).

Vegetation relevés

The total number of species found in the relevés is 219, and most of them occurred only a few times. Vegetation relevés of six representative sampling sites are given in Appendix 2. For the 52 species that occurred 10 times or more, the weighted average cytotype ratio (H_i) was calculated (Tab. 1). The greater part of the species have a H_i -value close to the average, but there are also some species with a remarkably high or low H_i -value. From these extreme H_i -values it is concluded that some species are relatively strongly associated with diploid *Ruderalia*, and others with triploids. There are significant correlations between the H_i -values and the indicator values for humidity and temperature ($P = 0.001$). Species with a high H_i -value, associated with diploid *Ruderalia*, have higher humidity indicator values and lower temperature values than species with a low H_i -value. Therophytes have a significantly lower H_i -value than non-therophytes ($P = 0.001$, independent t -test). Hemicryptophytes have a significantly higher H_i -value than non-hemicryptophytes ($P = 0.001$, independent t -test). Most of the species associated with triploid *Ruderalia*, like *Lapsana communis*, *Polygonum aviculare* and *Convolvulus arvensis* are important weeds in vineyards. Not all the fields with a high percentage of triploid *Ruderalia* are vineyards, but the vegetation of these other fields is often very similar to that of the vineyards. Species with a high H_i -value, like *Phleum*

Table 1. The species that occur in 10 or more relevés, sorted on their H_i -value. H_i – the weighted average percentage of diploid *Ruderalia* of all the relevés the species occurs in. The abbreviations for the Raunkiaer life forms (from ELLENBERG et al. 1992) are: c – herbaceous chamaephyte, g – geophyte, h – hemicryptophyte, p – phanerophyte, t – therophyte, z – woody chamaephyte, combinations indicate that the species can show both life-forms. H – humidity, T – temperature.

Species name	Number of relevés	H_i	Life-form	H	T
<i>Alchemilla vulgaris</i>	14	0.86	h	4	2
<i>Pheum pratense</i>	17	0.85	h	3	3
<i>Holcus lanatus</i>	11	0.85	h	3	3
<i>Tragopogon pratensis</i>	10	0.81	h	2	3
<i>Ranunculus acris</i>	23	0.79	h	3	3
<i>Glechoma hederacea</i>	20	0.76	g,h	3	4
<i>Rumex obtusifolius</i>	29	0.75	h	3	3
<i>Fragaria vesca</i>	10	0.74	h	3	3
<i>Rumex acetosa</i>	10	0.73	h	3	3
<i>Heracleum sphondylium</i>	17	0.72	h	3	3
<i>Leontodon hispidus</i>	15	0.72	h	3	3
<i>Prunella vulgaris</i>	18	0.72	h	3	3
<i>Leucanthemum vulgare</i>	10	0.72	h	3	4
<i>Trifolium pratense</i>	60	0.71	h	3	3
<i>Lotus corniculatus</i>	15	0.68	h	2	3
<i>Dactylis glomerata</i>	50	0.67	h	3	4
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	14	0.66	t	2	3
<i>Arrhenatherum elatius</i>	32	0.65	h	3	4
<i>Anthriscus sylvestris</i>	14	0.65	h	3	3
<i>Salvia pratensis</i>	16	0.65	h	2	4
<i>Medicago sativa</i>	18	0.63	h	2	4
<i>Plantago lanceolata</i>	51	0.63	h	2	3
<i>Ranunculus repens</i>	22	0.63	h	4	3
<i>Poa pratensis</i>	20	0.62	h,g	3	3
<i>Plantago major</i>	41	0.62	h	3	3
<i>Urtica dioica</i>	20	0.62	h	3	3
<i>Plantago media</i>	22	0.61	h	2	3
<i>Daucus carota</i>	35	0.61	h	2	4
<i>Poa trivialis</i>	22	0.61	h,c	3	2
<i>Trifolium repens</i>	77	0.60	c,h	3	3
<i>Galium mollugo</i>	21	0.59	h	3	4
<i>Potentilla reptans</i>	13	0.57	h	3	3
<i>Achillea millefolium</i>	39	0.57	h	2	3
<i>Cerastium fontanum</i>	23	0.57	c	3	2
<i>Bellis perennis</i>	40	0.55	h	3	3
<i>Poa annua</i>	37	0.54	t,h	3	3
<i>Lolium perenne</i>	67	0.54	h	3	3
<i>Bromus erectus</i>	10	0.54	h	2	4
<i>Silene vulgaris</i>	18	0.52	h,c	2	3
<i>Medicago lupulina</i>	33	0.52	t,h	2	4
<i>Hedera helix</i>	11	0.51	z,p	3	4
<i>Geranium molle</i>	26	0.51	t	2	4
<i>Hieracium laevigatum</i>	14	0.50	h	2	4
<i>Erigeron annuus</i>	15	0.48	h,t	2	4
<i>Lapsana communis</i>	11	0.44	h,t	3	4
<i>Trifolium dubium</i>	10	0.44	t	3	4
<i>Polygonum aviculare</i>	18	0.44	t	3	3
<i>Geranium pusillum</i>	15	0.42	t	2	4
<i>Bromus sterilis</i>	14	0.41	t	2	4
<i>Convolvulus arvensis</i>	27	0.32	g,h	2	4
<i>Veronica arvensis</i>	14	0.32	t	3	4
Average	23.46	0.604		2.686	3.333

Table 2. The Spearman rank correlation coefficients for the cytotype ratio and the altitude with each other and the other environmental indicators; also the correlations of the cytotype ratio with the same variables, using only the sample fields below 600 meters (* - $P < 0.05$, ** - $P < 0.01$, *** - $P < 0.001$, after a sequential Bonferroni correction).

	Normal $n=96$ % diploids	Altitude	Below 600 m $n=67$ % diploids	Source of variable
Altitude	0.41 **	X	-0.14	field
Number of cuts	-0.06	-0.11	0.03	
Shadow	-0.12	-0.04	-0.15	
Humidity	0.29	0.25	0.12	calculated from
Acidity	-0.20	-0.14	-0.11	vegetation data
Nutrients	-0.03	-0.04	-0.07	using indicator
Temperature	-0.41 **	-0.45 ***	-0.19	values
Therophytes	-0.45 ***	-0.30 *	-0.40 *	calculated from
Geophytes	-0.08	-0.06	-0.03	vegetation data
Hemicryptophytes	0.39 **	0.33 *	0.31 *	using life forms
Chamaephytes	-0.10	0.02	-0.12	

pratense, *Holcus lanatus* and *Tragopogon pratensis* grow mainly in rather undisturbed hay meadows.

Correlation among environmental indicators

Tab. 2 shows the Spearman correlation coefficients after a sequential Bonferroni correction (RICE 1989) of the percentages of diploids and the environmental indicators. The cytotype ratio is significantly correlated with the following indicators: altitude (+), temperature (-), the percentage of therophytes (-) and the percentage of hemicryptophytes (+). Some of these indicators are also correlated with altitude. Thus, to see whether the correlation of these indicators with the cytotype ratio is independent of the altitude, the effect of the altitude should be removed from the analysis. Fig. 3 does not show a clear linear relation between the percentage of diploids and altitude. Below 600 m there is no relation at all. So, to test the correlation between the percentage of diploids and the environmental indicators without the influence of altitude, another test was performed, using only the sample fields below 600 m (see also Tab. 1). It emerged that the correlations between the percentage of diploids and temperature disappeared, however, correlations with percentages therophytes and hemicryptophytes remained significant.

Vegetation and environmental indicators

The first DCA-axis (Fig. 4) shows an ordination from fields with a low percentage of therophytes to fields with a high percentage of therophytes (correlation $P = 0.001$); the first axis is also significantly correlated with the percentage of diploids ($P = 0.001$). The fields with less than 20% diploids are mostly concentrated on the right side of the graph, the fields with more than 80% diploids are on the left side of the graph. This implies that fields dominated by diploids have different vegetation than "triploid" fields.

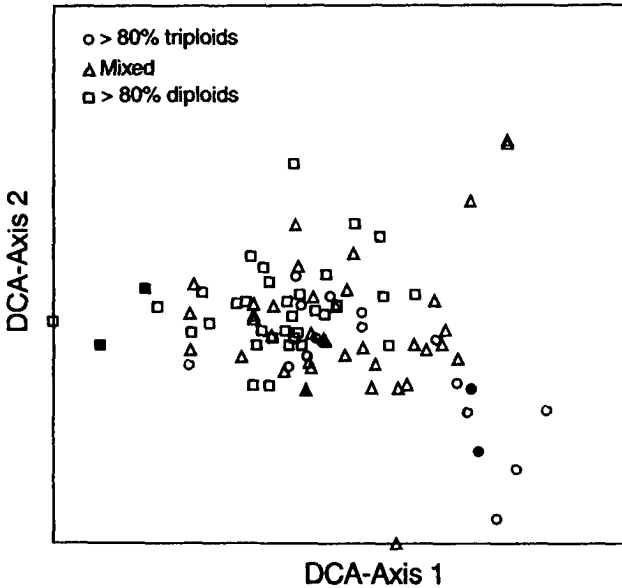


Fig. 4. Ordination biplot, of a detrended correspondence analysis (HILL 1979) of the vegetation data. Squares indicate populations with more than 80% diploids, circles indicate populations with more than 80% triploids, triangles indicate populations with intermediate cytotyping ratios. Vegetation relevés of the sites indicated by dark symbols are given in Appendix 2.

Vegetation differences and cytotyping ratio

According to the DCA results and the distribution of the H_i -values, there appears to be a relationship between the vegetation and the *Ruderalia* cytotyping ratio. There are probably some biotic or abiotic variable(s) that cause them to change congruently. To further validate this relation, a CCA was performed. In this CCA the vegetation data was related to the cytotyping ratios to obtain the canonical ordination axis. Because this was the only variable used for the CCA, only the first axis was valid. To see whether there are significant vegetation differences between diploid-dominated

and triploid-dominated fields, the built-in Monte Carlo test of CANOCO was used. The differentiation was significant at $P = 0.0001$. Another CCA was performed using only the diploid and triploid fields below 600 meters, where there is no relation between ploidy level and altitude (Fig. 3). Also in this second test, a significant difference was found ($P = 0.034$). Using altitude as a covariable for an ordination still showed a significant difference in vegetation when running the Monte Carlo test ($P = 0.009$); it may thus be assumed that altitude played no role in causing the difference.

Cytotyping distribution within a mixed field

The data from the transect analysis for cytotyping distribution in the mixed field are shown in Tab. 3. For each transect and each distance class, the number of pairs compared and their t values are listed. The higher distance classes containing less than 30 pairs of individuals have been removed. The cytotypes along transect VA are totally randomly distributed. Only with a few distance classes were significant negative correlations detected.

DISCUSSION

As has been suggested before (DEN NIJS & STERK 1984, JENNISKENS et al. 1985), there is habitat differentiation between diploid and triploid *Taraxacum* sect. *Ruderalia*. Correlations have been found between the cytotyping ratio and some of the ecological indicators. There are also significant vegetation differences between those fields with mainly diploid *Ruderalia*

Table 3. Mantel test of random distribution of cytotypes for different distance classes. Upper limits of each class are given in centimeters, significance of *t*-value * for $P(t) < 0.05$ after sequential Bonferroni correction. VA, VB, VC, VD – transect codes.

VA			VB			VC		
Upper limit of class	Number of pairs	<i>t</i> -value	Upper limit of class	Number of pairs	<i>t</i> -value	Upper limit of class	Number of pairs	<i>t</i> -value
61	438	2.26 ns	64	337	2.39 ns	138	210	1.91 ns
121	413	-1.35 ns	128	267	-3.14 *	275	95	-1.50 ns
182	318	1.23 ns	192	202	-0.78 ns	413	160	0.52 ns
243	277	-1.80 ns	256	208	1.87 ns	551	92	1.30 ns
303	249	0.35 ns	320	177	0.50 ns	689	145	1.47 ns
364	248	2.99 ns	384	151	-0.04 ns	826	120	0.93 ns
424	254	1.14 ns	448	150	-2.78 ns	964	86	0.42 ns
485	235	1.18 ns	512	210	1.07 ns	1102	53	-2.16 ns
546	284	0.76 ns	576	207	0.83 ns	1239	62	-0.55 ns
606	241	0.65 ns	640	157	-1.25 ns	1377	106	0.06 ns
667	210	1.78 ns	703	156	0.21 ns	1515	37	-2.82 *
728	151	1.47 ns	767	134	-0.67 ns	1652	72	-0.09 ns
788	112	-1.45 ns	831	87	-1.47 ns	1790	50	-0.99 ns
849	97	-0.34 ns	895	73	0.94 ns	1928	50	-1.19 ns
909	91	-0.10 ns	959	55	0.29 ns			
970	81	1.29 ns	1023	59	0.23 ns		VD	
1031	63	-0.44 ns	1087	61	-0.02 ns			
1091	76	0.56 ns	1151	96	-0.48 ns	55	167	1.30 ns
1152	74	-0.49 ns	1215	143	2.28 ns	109	107	-0.43 ns
1213	97	-1.50 ns	1279	137	1.80 ns	164	74	0.59 ns
1273	76	-0.76 ns	1343	114	-3.34 *	219	78	-1.20 ns
1334	76	-0.69 ns	1407	132	1.24 ns	273	79	1.27 ns
1394	89	-1.99 ns	1471	146	2.02 ns	328	80	1.74 ns
1455	97	-1.02 ns	1535	88	-0.01 ns	382	58	0.57 ns
1516	98	-0.93 ns	1599	77	0.28 ns	437	97	-0.20 ns
1576	90	-0.70 ns	1663	77	-1.06 ns	492	79	-1.67 ns
1637	71	-1.13 ns	1727	121	2.27 ns	546	69	-1.70 ns
1698	76	-1.69 ns	1791	129	2.08 ns	601	63	2.00 ns
1758	65	-1.70 ns	1855	120	-2.28 ns	656	65	1.60 ns
1819	45	-1.42 ns	1919	119	-0.68 ns	710	111	-0.03 ns
1879	54	-1.57 ns	1982	99	-1.56 ns	765	54	-1.22 ns
1940	58	-1.06 ns	2046	65	-1.28 ns	820	67	-3.32 *
2001	73	0.18 ns	2110	41	1.72 ns	874	42	-0.60 ns
2061	52	0.73 ns	2174	36	-2.50 ns	929	61	0.33 ns
2122	56	-1.09 ns	2238	35	-1.30 ns	983	62	2.04 ns

Disturbance versus altitude

There appears to exist a correlation between the percentage of diploids and the altitude. Most fields above 600 meters contain mainly diploid *Ruderalia*; in the 13 sampling fields situated above 1000 meters, only 3 triploid individuals were found (see Appendix 1). Of all the species for which a H_i -value was calculated, *Alchemilla vulgaris* had the highest value (Tab. 1). In the region around Neuchâtel, *A. vulgaris* is only found at relatively high altitudes. In comparable fields at lower altitudes, *A. vulgaris* is either very rare or absent. There is also

a correlation between the altitude and the percentage of therophytes in a field (Tab. 2). Vegetations with a high percentage of therophytes grow at lower altitudes. In general, increasing altitude has certain physiological consequences for therophytes that may cause this correlation, but in our study it is questionable whether the small altitudinal cline (430–1155 m) has such a strong effect on the amount of therophytes. In the study area the city of Neuchâtel, the vineyards, arable lands, pastures, hay meadows and roadsides are situated at lower elevations. At higher elevations there are mainly pastures, hay meadows, roadsides and some scattered agricultural villages. Apparently, relatively stable habitats are more common on the higher elevations, and the low percentages of therophytes at higher elevations may be explained by the amount of human disturbance, being covariate with altitude. This suggests that the altitude/cytotype ratio correlation may also be due to such covariation. If only the fields below 600 m are considered, the relation between altitude and cytotype ratio disappears. The correlation between cytotype ratio and the weighted percentage of therophytes of the vegetation of the field (Tab. 2) remains significant. Triploid-dominated fields have more therophytes than the diploid-dominated fields have. Among the 10 species with the lowest H_i -values, there are 7 therophytes. In non-natural communities, therophytes are typical for early successional vegetation. They are good colonizers, but in the absence of man-made disturbance, the short-lived species are often quickly outcompeted by perennial species.

Considering the series of CCA's, it appears that there are significant vegetation differences between diploid- and triploid-dominated fields. The Monte Carlo tests reveal significant differences both when the CCA is performed without covariables, when only fields below 600 m are considered and when altitude is set as covariable. Thus altitude, though correlated with the cytotype ratio, is not the determining factor for vegetation differences between the diploid and the triploid fields. Differences in the agricultural use of the fields, which are partly determined by altitude, are a more likely source for these vegetation differences.

Both climatic and environmental dynamics have been suggested as determinants of the presence and abundance of triploids relative to diploids in *Taraxacum* sect. *Ruderalia* (ELZINGA et al. 1987, DEN NIJS & VAN DER HULST 1988, ROETMAN et al. 1988, DEN NIJS et al. 1990). Site disturbance has been proposed to be disadvantageous for diploids by a.o. FÜRNRKRAZ (1966) and DEN NIJS & STERK (1984). Because disturbance is a term that is hard to define, and even harder to quantify, these authors found no straightforward proof of this. The results of our study, however give very strong indications for such a preference. The cytogeography of *Ruderalia* in the area around Neuchâtel (Fig. 2), shows that the triploids are merely confined to the conurbation of Neuchâtel and the neighboring vineyards. Outside this region, triploids become increasingly rare and many purely diploid populations are found. Inside the conurbation, human pressure is high, most habitats are small and only available for a short time. Outside the conurbation, habitats are larger and, according to the owners/farmers, most of the sites have been managed at low intensity for decades. Indeed, most vineyards are also very old, but they are ploughed every few years. Furthermore, in some vineyards herbicides are applied. Thus, the level of external environmental dynamics in the latter type of habitat is much larger; the sites are anthropogenically kept in the pioneer phase of vegetation development.

A random distribution of both cytotypes in a mixed field would describe a true sympatric situation, in other words, without differentiation of micro-niches. The transect data did show a random distribution. The very few significant distance classes in the transects do not show any coherent pattern. Moreover, the significant cases are flanked by classes with very different

t-values. We must conclude that this study field did not show variation in disturbance in such a degree that ploidy levels respond.

CONCLUSIONS

This study of the Neuchâtel area allows for the following generalities:

(1) At low altitudes the cytotype ratio is largely determined by the amount of (man-made) disturbance. Highly disturbed fields contain mainly triploids, relatively undisturbed fields contain mainly diploids.

(2) At higher altitudes there are mainly diploids. At some highly disturbed places, triploids can be found, but only in low numbers.

We hypothesize that in western Switzerland diploid *Ruderalia* used to occur in all available habitats, irrespective of altitude, but that human influence on the landscape lead to a shift. Whether the found triploids are newly originating from diploid stock (a mechanism suggested by MENKEN et al. 1995, DEN NIJS 1997) or are in fact immigrants is as yet an unsolved question.

At the northern border of the distribution area, diploids mainly occur in dry, and sunny places (ELZINGA et al. 1987, ROETMAN et al. 1988, DEN NIJS et al. 1990). From these studies however, the diploids' low tolerance for disturbance is not as apparent as in the Neuchâtel area. ELZINGA et al. (1987) and ROETMAN et al. (1988) found that in the Netherlands, diploids prefer undisturbed grasslands with a southern projection. Contrarily, DEN NIJS et al. (1990) found that in then Czechoslovakia diploids are mainly found in highly disturbed village lawns, while the triploids seem to be common everywhere. At the northern border of the distribution area of the diploids, microclimate appears to be more crucial than disturbance in determining the presence of the diploid *Ruderalia*.

The overall distribution area of the diploid *Ruderalia*, compared to that of the triploids, suggests that diploids have a smaller tolerance for low temperatures than triploids. However, well in the centre of the diploid area, the diploids may be able to grow at a full range of altitudes, including the higher, colder ones. The preference for lower altitudes found for *Taraxacum sectio Hondoense* in the center of its distribution area by MORITA (1976) contradicts this pattern. Without a detailed comparative eco-physiological study, this difference remains unexplained.

Acknowledgements: The authors are very much indebted to Philippe K pfer, for the interesting and helpful discussions, and the species identifications, to Guido van Reenen, Joost van Duivenvoorden and Daniel Borcard for statistical advice and help with the analysis, and to Gerard Oostermeijer, for his useful comments on an earlier draft of the manuscript. This work was made possible by an Erasmus grant for the first author to perform the study at Neuch tel University.

REFERENCES

- ANONYMOUS (1987): *Carte nationale de la Suisse 1:25000*. Office f d ral de topographie, Wabern.
- BAYER R.J., PURDY B.G. & LEBEDYK D.G. (1991): Niche differentiation among 8 sexual species of *Antennaria* GAERTNER (*Asteraceae*, *Inulae*) and *A. rosca*, their allopolyploid derivative. *Evol. Trends Pl.* 5: 90-123.
- BIERZYCHUDEK P. (1987): Patterns in plant parthenogenesis. In: STEARNS S.C. (ed.), *The evolution of sex and its consequences*, Birkh user Verlag, Basel, pp. 197-216.
- BROCHMANN C. & ELVEN R. (1992): Ecological and genetic consequence of polyploidy in arctic *Draba* (*Brassicaceae*). *Evol. Trends Pl.* 6: 11-124.

- BROWN S.C., BERGOUNIOUX C., TALLET S. & MARIE D. (1991): Flow cytometry of nuclei for ploidy and cell cycle analysis. In: NEGRUTIU I. & GHARTI-CHHETRI G. (eds.), *A laboratory guide for cellular and molecular plant biology*, Birkhäuser Verlag, Basel, pp. 326–345.
- CURTIS J.T. & MCINTOSH R.P. (1950): The inter-relations of certain analytic and synthetic phytosociological characters. *Ecology* 31: 434–455.
- CURTIS J.T. & MCINTOSH R.P. (1951): An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology* 32: 476–496.
- DE LAAT A.M.M., GÖHDE W. & VOGELZANG M.J.D.C. (1987): Determination of ploidy of single plants and plant populations by flow cytometry. *Pl. Breed.* 99: 303–307.
- DEN NIJS J.C.M. (1997): *Taraxacum*: ploidy levels, hybridisation and speciation, the advantage and consequence of combining reproductive systems. *Lagasalia* 19: 45–56.
- DEN NUS J.C.M., KIRSCHNER J., ŠTĚPÁNEK J. & VAN DER HULST A. (1990): Distribution of diploid plants of *Taraxacum* sect. *Ruderalia* in East-Central Europe, with special reference to Czechoslovakia. *Pl. Syst. Evol.* 170: 71–84.
- DEN NIJS J.C.M. & STERK A.A. (1980): Cytogeographical studies of *Taraxacum* sect. *Taraxacum* (=sect. *Vulgaria*) in Central Europe. *Bot. Jahrb. Syst.* 101: 527–554.
- DEN NIJS J.C.M. & STERK A.A. (1984): Cytogeography of *Taraxacum* sectio *Taraxacum* and sectio *Alpestris* in France and some adjacent parts of Italy and Switzerland, including some taxonomic remarks. *Acta Bot. Neerl.* 33: 1–24.
- DEN NIJS J.C.M. & VAN DER HULST A. (1988): Cytogeography of *Taraxacum* sectio *Erythrosperma*: diploid sexuals in SE and SW Europe. *Bot. Jahrb. Syst.* 110: 83–93.
- ELLENBERG H., WEBER H.E., DÜLL R., WIRTH V., WERNER W. & PAULISSEN D. (1992): *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. Ed.2. Erich Goltze Verlag, Göttingen.
- ELZINGA D., VAN DER KAMP J., DEN NIJS J.C.M. & STERK A.A. (1987): Cytogeography and ecology of diploids and triploids of *Taraxacum* section *Taraxacum* in South Limburg, Netherlands. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. C* 88: 297–338.
- FELBER-GIRARD M., FELBER F. & BUTTLER A. (1996): Habitat differentiation in a narrow hybrid zone between diploid and tetraploid *Anihoxanthum alpinum*. *New Phytol.* 133: 531–540.
- FÜRNKRANZ D. (1966): Untersuchungen an Populationen des *Taraxacum officinale*-Komplexes im Kontaktgebiet der diploiden und polyploiden Biotypen. *Oesterr. Bot. Z.* 113: 427–447.
- GALBRAITH D.W., HARKINS K.R., MADDOX J.M., AYRES N.M., SHARMA D.P. & FIROOZABADY E. (1983): Rapid flow cytometric analysis of the cell cycle in intact plant tissues. *Science* 220: 49–1041.
- GAUCH H.G. (1977): *ORDIFLEX – a flexible computer program for four ordination techniques: weighted averages, polar ordination, principal components analysis, and reciprocal averaging*, release B. Cornell University, Ithaca.
- HILL M.O. (1979): *DECORANA, a FORTRAN program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging*. Section of Ecology and Systematics, Cornell University, Ithaca.
- JENNISKENS M.P.J., DEN NIJS J.C.M. & STERK A.A. (1985): Crossability and hybridization of taxa of *Taraxacum* section *Taraxacum* from central and western Europe. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. C* 88: 297–338.
- KAY Q.O.N. (1961): The origin and distribution of diploid and tetraploid *Tripleurospermum inodorum* (L.) SCHULTZ BIP. *Watsonia* 7: 30–141.
- KIRSCHNER J. & ŠTĚPÁNEK J. (1997): A nomenclatural checklist of supraspecific names in *Taraxacum*. *Taxon* 46: 87–98.
- LANDOLT E. (1977): Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. *Veröff. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel Zürich* 64.
- LAUBER K. & WAGNER G. (1996): *Flora Helvetica*. Verlag Paul Haupt, Bern.
- LEGRENDRE P. & VAUDOR A. (1985). *The R package for multivariate data analysis*. Département de sciences biologiques, Université de Montréal, Montréal.
- LEVIN D.A. (1975). Minority cytotype exclusion in local plant populations. *Taxon* 24: 35–43.
- LEWIS W.H. (1980): Polyploidy in species populations. In: Lewis W.H. (ed.), *Polyploidy: biological relevance*, Plenum Press, New York, pp. 103–144.
- MENKEN S.B.J., SMIT E. & DEN NIJS J.C.M. (1995): Genetical population structure in plants: gene flow between diploid sexual and triploid asexual dandelions (*Taraxacum* section *Ruderalia*). *Evolution* 49: 1108–1118.
- MOGIE M. & FORD H. (1988): Sexual and asexual *Taraxacum* species. *Biol. J. Linn. Soc.* 35: 155–168.

- MORITA T. (1976): Geographic distribution of diploid and triploid *Taraxacum* in Japan. *Bull. Nat. Sci. Mus., Ser. B (Bot.)* 2: 23–38.
- RICE W.R. (1989): Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43: 223–225.
- RICHARDS A.J. (1970) Eutriploid facultative agamospermy in *Taraxacum*. *New Phytol.* 69: 761–774.
- ROETMAN E., DEN NIJS J.C.M. & STERK A.A. (1988): Distribution and habitat range of diploid, sexual dandelions (*Taraxacum* section *Vulgaria*), a Central European flora element in the Netherlands. *Acta Bot. Neerl.* 37: 81–94.
- STEBBINS G.L. (1980): Polyploidy in plants: unsolved problems and prospects. In: LEWIS W.H. (ed.), *Polyploidy: biological relevance*, Plenum Press, New York, pp. 495–520.
- TER BRAAK C.J.F. (1992): *CANOCO – a FORTRAN program for canonical community ordination*. Microcomputer power, Ithaca.
- VALENTINE D.H. & RICHARDS A.J. (1967): Sexuality and apomixis in *Taraxacum*. *Nature* 214: 114.

Encl. Appendix pp. 466–469

APPENDIX 1

List of sampling sites and raw data collected

Only in the first group of fields, vegetation relevés were made (data not shown). No environmental indicators are available for the fields in the second group. The totals and averages are calculated for both groups combined. Vegetation relevés of sites marked with a * are given in Appendix 2. F – Landolt indicator value for humidity; R – Landolt indicator value for acidity; N – Landolt indicator value for nutrients; T – Landolt indicator value for temperature; Thero – the weighted percentage of therophytes in the vegetation; Geo – the weighted percentage of geophytes in the vegetation; Hemi – the weighted percentage of hemicryptophytes in the vegetation; Cham – the weighted percentage of chamaephytes in the vegetation; Dip. % – the percentage of diploid *Ruderalia*; Trip. % – the percentage of triploid *Ruderalia*; Tet. % – the percentage of tetraploid *Ruderalia*; Alt. – the altitude of the field; Cuts – the number of cuts per year; Shad. – estimator of the amount of shade in the field, l – low, m – medium, h – high.

Site No.	Type	Plants %	Dip. %	Trip. %	Tet. %	Alt.	Cuts	Shad.	F	R	N	T	Thero	Geo	Hemi	Cham
2	vineyard	33	45	48	0.06	520	4	m	2.7	3.0	3.5	3.4	0	11	100	14
5	sportsfield	39	69	31		434	4	l	2.6	3.1	3.6	3.3	31	10	69	10
9	hay meadow	33	100	0		585	3	l	2.5	3.2	3.0	3.3	6	8	90	3
10	roadside verge	30	63	33	0.03	624	3	m	2.5	3.3	3.1	3.3	13	3	87	7
12	park	32	97	3		690	6	h	2.9	3.1	3.5	3.2	13	7	82	10
14	roadside verge	31	74	26		850	3	h	3.0	3.0	3.7	3.2	21	4	78	12
15	lawn	38	100	0		1010	4	m	2.9	3.0	3.2	3.0	0	9	97	8
16	roadside verge	32	100	0		1092	3	m	2.8	3.0	4.0	3.0	34	14	64	9
29	hay meadow	34	100	0		1040	3	m	3.1	3.0	3.7	3.2	0	12	88	7
30	pasture	31	52	48		940	3	l	2.9	3.0	3.6	3.1	1	5	95	13
42	hay meadow	37	78	22		672	4	l	2.5	3.3	3.1	3.5	12	6	87	9
47	lawn	41	88	12		590	6	l	2.7	3.2	3.3	3.1	14	1	85	8
50*	roadside verge	33	27	73		540	3	l	2.6	3.2	3.5	3.3	12	14	88	21
56	hay meadow	29	97	3		530	3	m	2.8	3.2	3.7	3.2	11	36	74	2
57	park	33	12	82	0.06	525	6	l	2.7	3.1	3.6	3.3	15	0	78	18
58	vineyard	31	13	81	0.06	520	4	l	2.4	3.2	3.4	3.7	62	11	30	6
60	lawn	38	100	0		434	4	l	2.6	3.3	3.2	3.3	12	2	88	8
63	broad roadside verge	30	57	43		435	4	l	2.6	3.3	3.5	3.5	13	6	86	4
65	hay meadow	36	69	31		439	3	l	2.6	3.1	3.3	3.4	3	5	95	9
67	roadside verge	35	17	83		435	3	l	2.7	3.2	3.6	3.3	26	22	72	10
69	vineyard	32	53	47		460	4	m	2.5	3.0	3.4	3.4	27	23	68	12
72	hay meadow	32	28	72		490	2	l	2.4	3.4	3.0	3.3	6	0	94	10
73	hay meadow	33	82	18		490	2	m	2.7	3.2	3.6	3.5	4	0	96	14
75	roadside verge	30	100	0		730	3	h	2.8	3.1	3.4	3.3	13	33	87	13
77	biological wheat field	31	100	0		875	1	l	2.8	3.1	3.7	3.2	43	0	53	14
78	hay meadow	34	97	3		795	2	l	3.0	3.1	3.6	3.1	0	0	100	5
80	hay meadow	33	100	0		805	3	l	2.9	3.1	3.5	3.1	0	0	100	13
81	roadside verge	24	92	8		810	3	l	2.8	3.0	3.7	3.2	38	0	63	5
83*	vineyard	33	0	100		455	4	h	2.7	3.3	3.7	3.3	0	31	100	31
84	orchard	35	100	0		752	3	m	2.9	3.1	3.5	3.3	0	0	100	9
85	hay meadow	33	85	15		755	3	l	2.9	3.0	3.7	3.2	18	6	82	10
86	hay meadow	33	100	0		780	3	l	2.9	3.0	3.5	3.1	6	13	94	13
87	park	31	90	10		445	6	h	2.7	3.0	3.3	3.3	5	5	92	8
88	orchard	11	36	64		435	5	m	2.7	3.1	3.7	3.5	43	4	39	6
151	hay meadow	33	64	36		560	3	l	2.9	3.1	3.9	3.3	0	0	100	35
152	roadside verge	31	6	94		560	3	m	2.8	3.1	3.7	3.2	30	1	72	7
153	lawn	40	15	85		580	5	m	2.6	3.1	3.3	3.3	14	14	86	9
154	lawn in forest	33	45	55		591	6	h	3.0	3.0	3.7	3.0	6	24	94	27
155	garden	31	32	68		523	1	m	2.0	3.8	2.7	4.0	22	33	78	0
156	garden	24	42	58		510	6	m	2.7	3.1	3.7	3.4	30	0	70	14
157	roadside verge	17	24	71	0.06	510	3	m	2.5	3.2	3.4	3.5	20	5	79	16
159*	hay meadow	20	85	15		530	3	m	2.5	3.3	2.7	3.4	9	0	77	8
160	hay meadow	30	40	57	0.03	530	3	h	2.9	3.0	3.7	3.2	7	0	89	13
161	vineyard	32	6	94		510	4	l	2.3	3.1	3.4	3.9	63	7	37	17
162	pasture	22	9	91		585	3	l	2.6	3.2	3.3	3.4	8	0	83	16
163	edge of meadow	34	32	68		585	2	h	2.7	3.1	3.3	3.3	12	1	84	13
164	path	28	4	96		570	3	m	2.9	3.1	3.9	3.1	35	5	65	0
165	path	32	3	97		570	3	m	2.7	3.1	3.4	3.2	15	9	80	14
166	roadside verge	32	6	94		600	3	l	2.7	3.1	3.6	3.5	18	5	83	9
167	roadside verge	40	53	48		720	3	h	2.8	3.2	3.3	3.2	5	8	86	14
176	roadside verge	31	52	48		570	3	l	2.6	3.1	3.3	3.3	6	17	83	9
177	hay meadow	33	45	55		575	3	l	3.0	3.0	3.6	3.0	0	0	100	20
178	pasture	31	100	0		585	3	l	2.9	3.1	3.8	3.2	20	22	84	18
179	path	31	90	10		610	3	m	2.8	3.1	3.4	3.2	6	4	90	15
180	hay meadow	32	100	0		1080	3	l	2.4	3.4	2.8	3.2	7	3	85	7
181	hay meadow	31	87	13		555	3	l	2.7	3.1	3.3	3.1	17	0	80	17

APPENDIX 2

Vegetation relevés of six representative sampling sites

Sites are sorted on the percentage of diploid *Ruderalia*, species are sorted by their score on the first DCA-axis (data not shown). Species values are in the GAUCH (1977) scale.

Site number	83	210	50	197	159	192
Type	vineyard	vineyard	roadside verge	lawn	hay meadow	hay meadow
% Diploids	0	19	27	48	85	100
Plant name						
<i>Veronica persica</i>			1			
<i>Vitis vinifera</i>	8	8				
<i>Erigeron canadensis</i>		1				
<i>Lamium purpureum</i>		1				
<i>Setaria verticillata</i>		1				
<i>Senecio vulgaris</i>		4				
<i>Rubus caesius</i>		2				
<i>Geranium pusillum</i>		1		3		
<i>Polygonum aviculare</i>		4				
<i>Convolvulus arvensis</i>	5	5	7			
<i>Calystegia sepium</i>		2				
<i>Hordeum murinum</i>		1				
<i>Bromus sterilis</i>			1			
<i>Erigeron annuus</i>						1
<i>Veronica arvensis</i>		2				
<i>Hieracium laevigatum</i>				4		
<i>Urtica dioica</i>		3				
<i>Potentilla reptans</i>		4				
<i>Lapsana communis</i>		2				
<i>Lolium perenne</i>	6	7	8	6		
<i>Plantago major</i>			1		1	3
<i>Geranium molle</i>			1			
<i>Oxalis fontana</i>			1			
<i>Daucus carota</i>		3		3		
<i>Bellis perennis</i>		5	1	7		
<i>Trifolium repens</i>	5		3	7	1	3
<i>Plantago lanceolata</i>			1	8	2	
<i>Bromus hordeaceus</i>		3	1			
<i>Medicago lupulina</i>			1		2	
<i>Rumex obtusifolius</i>						2
<i>Galium mollugo</i>			2			
<i>Vicia sativa</i>					1	
<i>Achillea millefolium</i>		1	4	4		4
<i>Bromus erectus</i>			5		2	
<i>Trifolium pratense</i>			1	4	4	2
<i>Medicago sativa</i>				5		
<i>Dactylis glomerata</i>			2	2	5	8
<i>Tragopogon pratensis</i>						1
<i>Cerastium fontanum</i>				1	2	
<i>Myosotis arvensis</i>			1			
<i>Poa trivialis</i>			8			
<i>Heracleum sphondylium</i>			3			3
<i>Ranunculus acris</i>						4
<i>Phleum pratense</i>						7
<i>Silene vulgaris</i>			1	1	3	
<i>Arrhenatherum elatius</i>			3		7	
<i>Anthriscus sylvestris</i>						5

Site number	83	210	50	197	159	192
Type	vineyard	vineyard	roadside verge	lawn	hay meadow	hay meadow
% Diploids	0	19	27	48	85	100
<hr/>						
Plant name						
<i>Vicia sepium</i>						1
<i>Festuca ovina</i>					5	
<i>Vicia cracca</i>						2
<i>Lathyrus pratensis</i>						2
<i>Lotus corniculatus</i>					3	
<i>Salvia pratensis</i>				2	3	
<i>Leontodon hispidus</i>					1	
<i>Alchemilla vulgaris</i>						3
<i>Festuca pratensis</i>						7
<i>Veronica chamaedrys</i>						3
<i>Leontodon autumnale</i>					3	
<i>Leucanthemum vulgare</i>						4
<i>Cynosurus cristatus</i>						6
<i>Centaurea scabiosa</i>					3	
<i>Anthoxanthum odoratum</i>					4	
<i>Crepis biennis</i>						4
<i>Knautia arvensis</i>					4	
<i>Betula pubescens</i>					6	
<i>Onobrychis viciifolia</i>					4	
<i>Geranium sylvaticum</i>						3
<i>Sanguisorba minor</i>					3	
<i>Briza media</i>					4	
<i>Cerastium arvense</i>						1
<i>Helianthemum nummularium</i>					2	